Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam.

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Hans-Jürg MARTHY

aus Flums, Kanton St. Gallen

1967

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1968

Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam.

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Hans-Jürg MARTHY

aus Flums, Kanton St. Gallen

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1968

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. H. Nüesch

Basel, den 7. November 1967.

Prof. Dr. H. HUBER
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*
Tome 75, fascicule 4, 1968

CURRICULUM VITAE

Am 8. Juni 1938 wurde ich, Hans-Jürg Marthy — Stampfli, als Sohn des Paul Marthy, Grundbuchverwalter, und seiner Gattin Maria Magdalena, geb. Thalmann, in meinem Bürgerort Flums SG geboren. Ich besuchte die Primarschule in Flums, die Sekundarschule in St. Gallen und die Stiftsschule Einsiedeln SZ, wo ich 1959 das Maturitätszeugnis (Typus A) erhielt. Nach drei Semestern an der Universität Fribourg immatrikulierte ich mich im Frühling 1961 an der Universität Basel. Ich studierte Zoologie, Botanik, Chemie und Geologie-Palaeontologie und besuchte die Vorlesungen und Kurse folgender Dozenten: H. Erlenmeier, W. Flückiger, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, E. Handschin, J. Hürzeler, L. Jenny, H. P. Laubscher, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, H. Schaub, Ch. Tamm, L. Vonderschmitt, H. Zoller.

1963 verheiratete ich mich.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel und im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-mer, France.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546021_0130

Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam.

von

Hans-Jürg MARTHY

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 22 Textabbildungen und einer Tafel

INHALT

Einleitung 724
Historischer Überblick 725
Die Morphologie des Coelomsystems 725
Material und Methode 727

Darstellung der Befunde:

I. *Die Einheit des Coelomsystems* (Stadien X—XII) 729
Der Coelomkomplex 729
Stadium X 730
Stadium XI 731
Stadium XII 732

II. *Die Ausgestaltung des Coelomkomplexes* (Stadien XII—XV) 734
1. Das Perikard 735
a) Die Ausbildung des Perikardlumens 735
b) Die Ausdifferenzierung des Coelothels 737
2. Die Nieren 740
a) Die topographische Entwicklung der Nierensäcke 740
b) Die Differenzierung des Nierenepithels 741
3. Die Renoperikardialverbindung 742
4. Die Gonade 743
5. Die Perikardialdrüsen 745

III. *Das Coelomsystem in den späteren Embryonalstadien* (Stadium XVI—*) 745
1. Die „Reduktion" des Perikards 746

a) Der hintere Nierenabschnitt 746
b) Der vordere Nierenabschnitt 748
c) Histologie von Perikard und Niere 750
2. Die Renoperikardialverbindung 751
a) Die gegenseitige Annäherung von Nieren- und Perikardlumen 751
b) Der Durchbruch des Ureters in den Perikardialtrichter . . 752
3. Die Gonade 753
4. Die Gonodukte 754
5. Die Perikardialdrüsen 755

SCHLUSSBETRACHTUNG 755
ZUSAMMENFASSUNG 756
LITERATUR 761
ABKÜRZUNGEN 762

EINLEITUNG

Angesichts der Unklarheiten, die über eine umfassende Definition des Begriffes Coelom noch heute herrschen, kommt der Untersuchung der embryonalen Entwicklung von Organen und Organkomplexen, die vor allem aufgrund der Adultorganisation als sekundäre Leibeshöhle oder Coelom bezeichnet werden, besondere Bedeutung zu.

In einer grossangelegten vergleichenden Studie definiert SARVAAS (1933, p. 10) das Coelom folgendermassen: „On entend par coelome une cavité d'essence bilatérale et à parois mésodermiques, remplie d'un liquide et délimitée par un épithélium dans lequel les cellules sexuelles prennent souvent leur origine. Cette cavité doit rembourrer l'espace entre les feuillets ecto- et endodermique, et elle peut être en communication avec le milieu extérieur par des tubes, soit d'origine ectodermique, de genèse centripète, soit des diverticules des parois du coelome lui-même et de genèse centrifuge."

Trifft diese Definition in ihrer allgemeinen Form durchaus auf die Leibeshöhle der Cephalopoden zu, so ergibt sich aus den Unterschieden zwischen Decapoden und Octopoden (p. 725*f*) die Frage nach deren Zustandekommen in der Ontogenese; hinsichtlich des Zusammenhanges der einzelnen Coelomteile aber die grundsätzliche Frage nach ihrer Herkunft und der Ursprünglichkeit dieses Zusammenhanges in beiden Gruppen.

Der Klärung dieser Fragen ist die vorliegende Arbeit gewidmet, die ein Beitrag im Rahmen der seit Jahren an der Zoologischen Anstalt Basel durchgeführten Untersuchungen über die Embryogenese der Cephalopoden ist.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann, Vorsteher der Zoologischen Anstalt Basel, danke ich herzlich für seine stete Hilfsbereitschaft. Unter seiner Leitung ist diese Arbeit entstanden. Herrn Prof. Dr. P. Drach, Directeur, und Herrn Dr. L. Laubier, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, bin ich für ihr Entgegenkommen während meiner Sommeraufenthalte in Banyuls-s/m. verbunden. Frau Dr. Katharina Mangold-Wirz, Maître de recherche au Centre National de la Recherche Scientifique, Banyuls-s/m. und Herrn und Frau PD Dr. P. Fioroni-Sandmeier, Basel, danke ich speziell für ihr grosses Interesse während dem Entstehen dieser Arbeit. Danken möchte ich aber auch meinen Eltern und vor allem meiner lieben Gattin für ihr Verständnis in den Studienjahren und allen meinen Freunden und Kollegen in Basel und Banyuls-sur-mer.

HISTORISCHER ÜBERBLICK

Über die Entwicklung des Coelomsystems bei den Octopoden wissen wir wenig Sicheres. Die Forschungen auf diesem Gebiet beschränken sich auf die Decapoden. Seit 1909 (NAEF) ist überhaupt keine detaillierte Studie erschienen, die das Coelomsystem eines Vertreters der Cephalopoden zum speziellen Gegenstand embryologisch-morphologischer Untersuchungen gehabt hätte.

DISTASO (1908) bespricht die Verhältnisse bei *Sepia*, TEICHMANN (1903) befasst sich mit der frühen Cephalopodenentwicklung, und FAUSSEK (1900) untersucht im weiteren Zusammenhang seiner Arbeit auch die Coelomverhältnisse an einigen Decapoden.

Unter den Embryologen des letzten Jahrhunderts sticht BOBRETZKY (1877) besonders hervor, der nach den allgemeineren Untersuchungen von KÖLLIKER (1844) eine erste detaillierte Darstellung der Embryonalentwicklung gibt. Die Adultorganisation des Coelomsystems ist — nach älteren und zum Teil fragmentarischen Beschreibungen (KROHN 1839, KOLLMANN 1875, BROCK 1879, v. JHERING 1880 u.a.) — eingehend vor allem durch VIGELIUS (1880) und GROBBEN (1884) dargestellt worden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ist einzig eine Auseinandersetzung mit FAUSSEK (1900) und vor allem NAEF (1909, 1912, 1913) von Interesse, während die älteren Arbeiten der aufgezählten Autoren von ausschliesslich historischer Bedeutung sind.

DIE MORPHOLOGIE DES COELOMSYSTEMS

Vergleichen wir das aus Perikard, Nieren und Gonade zusammengesetzte Coelomsystem eines Vertreters der Decapoden, *Loligo vulgaris*, und des hier speziell zur Diskussion stehenden Vertreters der Octopoden, *Octopus vulgaris*.

Loligo besitzt eine geräumige Visceroperikardialhöhle, welche von einem feinen Epithel ausgekleidet wird. Es überzieht die Organe Herz, Kiemenherzen, Perikardialdrüsen, Gonade und Mitteldarm. Dieser im hinteren Teil des Eingeweidesackes gelegene Spaltraum wird durch eine einspringende Wandfalte in einen dorsalen Abschnitt, die Genitaltasche (in welche die Gonodukte münden,

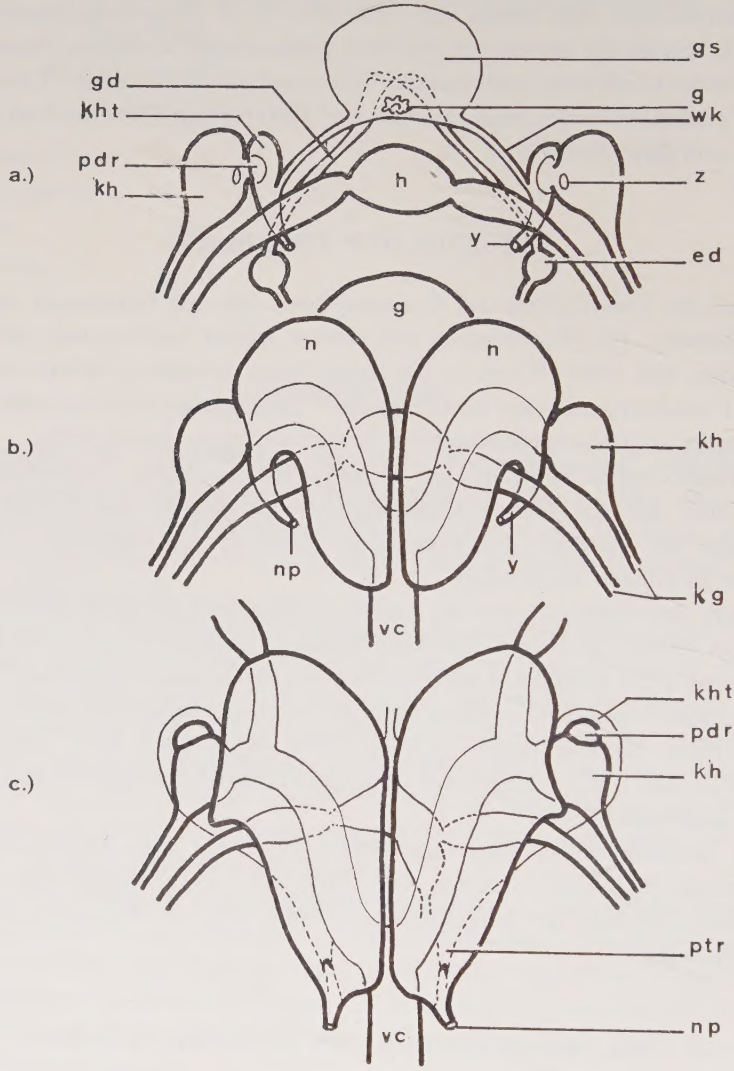


Abb. 1.

(Nach Naef; Bezeichnungen sind der vorliegenden Arbeit angeglichen.)
a) "Wassergefässsystem" von *Octopus*, *b)* Nierensäcke von *Octopus*, *c)* Nierensäcke von *Sepia* in Beziehung zu den zentralen Blutgefässen in ventraler Ansicht.

und die die Gonade und den Magen umschliesst) und das eigentliche Perikard, welches nebst dem Herzen auch die zuführenden Kiemenvenen und die abführenden Arterien umgibt, unvollständig unterteilt. Nach vorn verjüngt sich das Perikard in zwei Zipfel, die nahe der äusseren Nierenöffnung in die Niere münden. (vgl. NAEF 1909, Textfig. 3).

Die Nieren (vgl. dazu Abb.1*c* für *Sepia*) sind paarige Säcke, welche sich beidseits neben dem After zur Mantelhöhle öffnen. Sie stehen hinter den Venenschenkeln und vor dem Enddarm miteinander in offener Verbindung und stellen hier in Folge ihrer mächtigen Ausdehnung einen eigentlichen unpaaren Nierensack dar.

Die Visceroperikardialhöhle von *Octopus* liegt in Form des sogenannten „Wassergefässsystems" vor (Abb.1*a*). Sie gliedert sich in die Abschnitte Gonadensack, Wasserkanäle und Kiemenherztaschen. Der Gonadensack steht beim Weibchen durch zwei Gonodukte mit der ventralen Mantelhöhle in Verbindung, beim Männchen ist nur der linke ausgebildet. Die Kiemenherztaschen münden durch je einen dorsalseits der Herzvorhöfe gelegenen Perikardialtrichter nahe der äusseren Nierenöffnung in die Niere (y).

Die Nieren (Abb.1*b*) stellen zwei mächtige, stets voneinander getrennte Säcke dar; sie münden durch einen den Herzvorhof übersteigenden Ureter in die ventrale Mantelhöhle. Auch die Nieren von *Octopus* stehen hinter den Venenschenkeln und vor dem Herzen (im Gegensatz zu *Loligo hinter* dem Enddarm !) miteinander in engem Kontakt. Eine Verschmelzung aber tritt entgegen der einmal geäusserten Ansicht von NAEF (1912, p. 329) nie ein. Die den Venen angelegte Nierenwand zeigt schwammige Gebilde, die sogenannten Venenanhänge (Tafel 1).

Die einzigen Hinweise über die Organogenese des Coelomsystems bei Octopoden gibt NAEF (1913, p. 427): „Bei Decapoden wie Octopoden ist das jugendliche Coelom durchaus einheitlich." In anderem Zusammenhang stellt er etwa fest, dass das Coelom bei Embryonen und jungen Larven von Octopoden stark verengt ist (1912, p. 326): „Es umschliesst das Herz nur von der Oberseite und die Kiemenherzen nur in der den Perikardialdrüsen benachbarten Partie. Der Darm bleibt völlig ausserhalb desselben. Im übrigen zeigt es dieselben topographischen Verhältnisse wie bei den jungen Stadien der Decapoden und entsteht wie bei diesen."

Die wichtigen, aber lückenhaften Kenntnisse lassen eine sorgfältige Prüfung der Organogenese besonders dringlich erscheinen.

MATERIAL UND METHODE

Die vorliegende Untersuchung basiert auf der Auswertung histologischer Präparate. Zur Verfügung standen in SUSA und nach Halmy fixierte Embryonen.

Dieses Material wurde uns durch die Zoologische Anstalt Basel zur Verfügung gestellt. Die älteren Stadien sammelten wir selbst in Banyuls-sur-mer.

Die Stadieneinteilung erfolgte aufgrund äusserer Merkmale nach NAEF.

Zum Schneiden des dotterreichen Materials hat sich die Einbettungsmethode eines Paraffin-Isopropylalkoholgemisches bestens bewährt [1].

Von den Färbungen Hämalaun/Benzopurpurin (Mayer), Masson's Trichrome und Prenant, ergab Masson ausgezeichnete Resultate [2].

Die Lage des Embryos ist wie folgt festgelegt:

Armkranz: rostral/vorn.
Mantelspitze: caudal/hinten.
Trichterseite: ventral/unten.

Da die Beschreibung nach Schnittserien leicht zu Fehlinterpretationen führt, wurden für die wichtigsten Stadien Rekonstruktionen gezeichnet, die das Coelomsystem und die benachbarten Blutgefässe in ventraler Ansicht zeigen. Die Rekonstruktionen wurden nach Schnittzeichnungen, die mit dem Zeichenspiegel gezeichnet wurden, masstäblich richtig ausgeführt auf Millimeterpapier. Die Zahlen neben den Rekonstruktionen bezeichnen die Schnitte in den entsprechenden Abbildungen.

Im Interesse eines besseren Verständnisses der geschilderten Vorgänge ist jedem Kapitel eine kurze Orientierung über die wichtigsten dem Coelom benachbarten Organe und Gefässe und ihres Entwicklungsstandes vorangestellt.

---

[1] *Modifikation zur Entwässerung und Paraffineinbettung von relativ dotterreichen Molluskenembryonen:*

Embryonengrösse:		1-3 mm	3-5 mm	
Ausgangsmedium:	80% Alkohol			
	85% „	15′	20′	
	95% „	15′	30′	
	95% „	30′	30′	
	95% „	30′	60′	
	Alkohol absolut	15′	15′	
	Isopropylalkohol: Paraffin 3:1	30′	60′	im Wärmeschrank
	„ Paraffin 1:3	30′	60′	bei 58°
	sofort in Paraffin einbetten.			
Zeitdauer:		2 h 45′	4 h 35′	

[2] *Modifikation der Masson-Trichrome-Färbung für Molluskenembryonen obiger Grösse:*

1. Haematoxylin nach Weigert
   mit Aqua dest. verdünnt 1:1 — 20″
   Wässern — 15′
2. Xylidin-Ponceau
   mit Aqua dest. verdünnt 1:3 — 10″
   in Aqua dest. spülen
3. Phosphormolybdänsäure 1% aufgetropft — 5′
   in Aqua dest. spülen
4. Bei Hochführen in 95% Alkohol mit Lichtgrün
   (~ 0,25%, ev. noch verdünnen) färben — 1″
   rasch in Alkoholreihe spülen — Xylol — Balsam.

DARSTELLUNG DER BEFUNDE:

I. Die Einheit des Coelomsystems (Stadien X — XII)

Zwei Ansichten über die Entstehung des Coelomsystems der Cephalopoden müssen einander gegenübergestellt werden.

Faussek (1900) ist überzeugt, dass entsprechend dem späteren Zusammenhang zwischen Niere und Perikard ein primärer Zusammenhang besteht, und dass die Gonade sekundär mit dem Coelom in Verbindung tritt.

P. 118: Die schon Bobretzky bekannte Nierenhöhle ist folglich nur ein Theil einer gemeinsamen Höhle; diese besteht nämlich aus einem horizontalen Abschnitt, der von ganz hinten bis zur Ebene des Darmkanals reicht, und einem vertikalen Sack mit epithelialer Wand. Letzterer ist die Nierenanlage, der horizontale Abschnitt, mit dem er durch ein enges Rohr in Verbindung steht, die Anlage der Perikardhöhle. Eine Höhle aber, die die Nieren- und Perikardialanlagen bildet, ist als Coelomhöhle aufzufassen.

P. 212: Die Verbindung des Coeloms mit den Geschlechtsorganen muss ganz sekundär sein, und die Ursache der Lagerung und Entwicklung der Genitalzellen in der Wand des Coeloms ist leicht begreiflich: es ist eine bequeme Art der Genitalzellen nach aussen zu kommen.

Dem stehen Naefs (1909) Aussagen gegenüber; er schliesst auf eine gesonderte Entstehung und den sekundären Zusammenschluss der drei Organe.

P. 42: Das Perikard entsteht in Form paariger Spalträume im „Mesoderm".

P. 43: Die Nieren differenzieren sich etwa gleichzeitig mit dem Perikard aus dem Mesoderm in Form von soliden Anlagen, die voneinander, wie auch von denjenigen des Perikards wohl geschieden sind.

P. 43: Die Gonade wird deutlich zur Zeit des medianen Zusammentretens der Perikardanlagen und liegt dann als ein undifferenzierter Haufen heller Zellen in dem vordersten Teil des Mesenteriums.

Beide Forscher machten ihre Beobachtungen an *Loligo*.

Im Folgenden sollen die entsprechenden Vorgänge bei *Octopus vulgaris* zur Darstellung gelangen.

Der Coelomkomplex

Bluträume und Mitteldarm in den Stadien X—XII:

Stadium X: paarig angelegter Sinus posterior, der den hintersten Teil des Dottersyncytiums dorsal, caudal und ventral in weitem Kontakt mit dem Mesoderm lässt — aus dem ventralen Teil des Cephalopodiums einmündende Venenschenkel (als „Beuge" ist der Bereich vor den aufsteigenden Einmündungen in den Sinus posterior bezeichnet (Abb. 2)).

Mitteldarmanlage als Epithelspange, die den Dotter von der Ventralseite her umspannt, sich dorsal zusammenzuschliessen beginnt, seitlich die nach vorn ausgebuchteten Anlagen der Leberschläuche und ventral die erste Anlage des Tintenbeutels zeigt.

Stadium XI: Vertiefung und mediales Zusammenrücken der genannten Bluträume im Zusammenhang mit der (oval-) ringförmigen Kontraktion der Mitteldarmanlage, deren Anhänge (Leber, Tintenbeutel) sich weiter einrollen und verlängern — ventral beginnender caudaler Verschluss des Enddarmteiles.

Stadium XII: Mediales Zusammentreffen der beiden Kammern des Sinus posterior mit dem nahezu vollständigen caudalen Verschluss der Mitteldarmanlage — damit verbunden auch die Vereinigung der paarigen Ventrikelanlagen. Auftreten des Kiemenherzlumens an der Aussenseite der Venenschenkel. Anlage der Venae mesentericae seitlich der Leberschläuche.

Stadium X (Abb. 2)

Das Mesoderm, das der Mitteldarmanlage im Gebiet der Kiemenbasis anliegt, ist völlig kompakt. Auf mit Hämalaun-Benzopurpurin gefärbten Präparaten lassen sich keinerlei Anzeichen einer beginnenden Organdifferenzierung erkennen. So hat

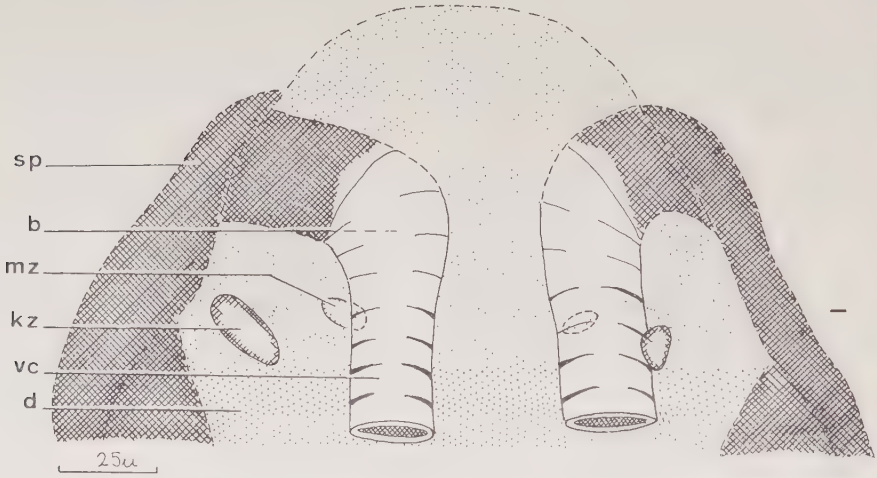


Abb. 2 (Stadium X).

Mitteldarmzone (mz) und Kiemenbasiszone (kz) stellen die ersten Anlagen von Gonade und Nieren dar. Die beginnende Differenzierung einer Verbindung zwischen den beiden Zonen ist fein punktiert (vgl. dazu Abb. 3, die Schnittlage ist in dieser Abbildung mit — bezeichnet).

auch Naef bei der Untersuchung dieses Anlagematerials bei *Loligo* im Stadium X noch keine histologische Differenzierung festzustellen vermocht. (1909, p.13: Vom Coelomsystem, d.h. Gonade, Perikard und Niere, ist noch keine Andeutung vorhanden, obwohl vollkommen klargestellt werden kann, durch Vergleich mit späteren Stadien, wo sie sich befinden müssten. Wir können höchstens, als Vorbereitung für dieselben, die Topographie des für sie bestimmten Zellenmaterials feststellen; dieselbe ist in grossen Zügen durch die Anlagen des Gefässystems gegeben).

Ganz anders erscheint diese Mesodermmasse jedoch bei Anwendung der Prenant' schen Färbemethode, indem sich aus dem strukturell völlig einheitlichen Gewebe jederseits zwei Zonen hellerer Kernfärbung hervorheben (Abb. 3). Je eine liegt der Mitteldarmanlage (zwischen Coecal- und Magenteil, s. BOLETZKY 1967) seitlich an (fortan als „Mitteldarmzone" bezeichnet), je eine äussere an der Basis der Kiemenanlagen selbst („Kiemenbasiszone"). Ihre Begrenzung gegen das umliegende Mesoderm ist in den einander zugekehrten Teilen weniger scharf; hier ist eine beginnende Differenzierung einer Verbindung bereits unverkennbar.

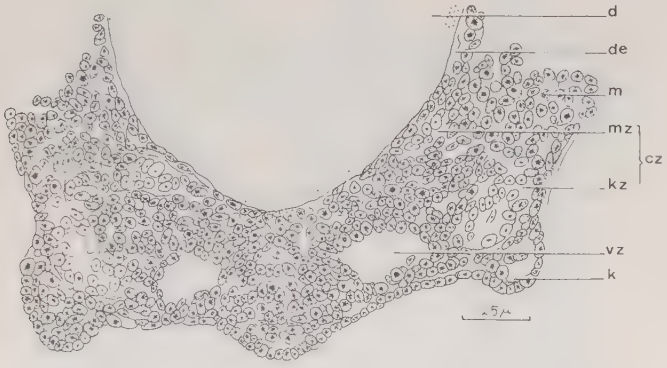


ABB. 3 (Stadium X).

Aus dem strukturell einheitlichen Gewebe (m) heben sich jederseits zwei Zonen hellerer Färbung (mz und kz) hervor, die ersten Anlagen von Gonade und Nieren (vgl. Abb. 2). Als „Coelommesoderm" (cz) ist die Gesamtheit des Zellenmaterials der helleren Zonen bezeichnet. Der Schnitt liegt in der Ebene der späteren Renoperikardialverbindung (rpv).

Bei Anwendung der Prenant'schen Färbung finden sich diese helleren Zonen durchwegs im Stadium X. Wie wir anhand ihrer Entwicklung in den folgenden Stadien sehen werden, handelt es sich tatsächlich um Organanlagen. Schon ihr topographischer Vergleich mit den von FAUSSEK (1900) und NAEF (1909) — allerdings erst für spätere Stadien — beschriebenen Coelomanlagen lässt vermuten, dass sie die Anlagen von Niere (Kiemenbasiszone) und Gonade (Mitteldarmzone) darstellen. Der Nachweis dieser Übereinstimmung soll im Folgenden erbracht werden; dabei wird die Gesamtheit der helleren Zonen als „Coelommesoderm" charakterisiert.

Stadium XI (Abb. 4)

Die Einengung des Dotterrandes durch die Mitteldarmanlage führt zur gegenseitigen Annäherung der Mitteldarmzonen. Gleichzeitig differenziert sich die weiter oben genannte Verbindung zwischen Mitteldarmzone und Kiemenbasiszone zum durchgehenden Strang aus. Da die Mitteldarmzonen einer stärkeren

Verlagerung unterliegen als die peripheren Kiemenbasiszonen, erfährt dieser Strang zugleich mit seiner Ausdifferenzierung auch eine Verlängerung, die noch ausgeprägter durch sein dorsales Ausweichen über dem nicht definierbaren Anlagematerial des Ventrikels erscheint. Aus dieser Knickstelle im gegen Ende des Stadiums XI durchgehend ausdifferenzierten Strang erscheint auf beiden Seiten eine caudale Ausbuchtung des helleren Zellmaterials (pdr), die den seitlichen Teilen des Sinus posterior ventral anliegt, unmittelbar vor der Einmündung der Venenschenkel. Innerhalb des gesamten nun erweiterten Coelommesoderms sind keine Unterschiede in Grösse und Färbbarkeit der Zellen zu erkennen.

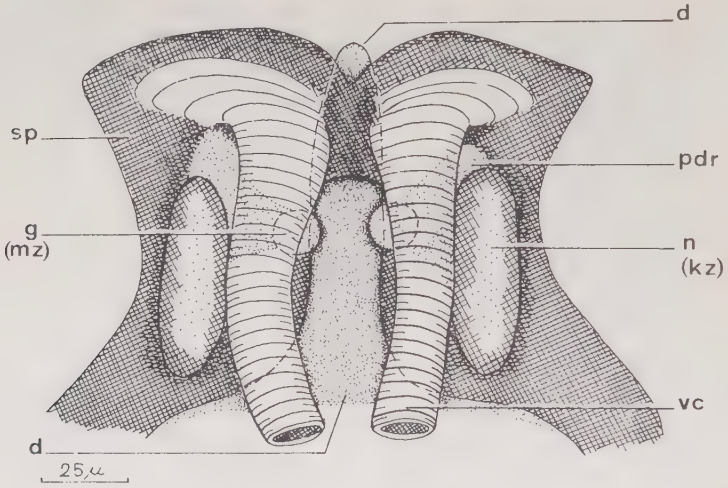


Abb. 4 (Stadium XI).

Die Verbindung zwischen Mitteldarmzone und Kiemenbasiszone differenziert sich zum durchgehenden Strang, der als caudale Ausbuchtung die erste Anlage der Perikardialdrüse zeigt. Innerhalb des nun erweiterten „Coelommesoderm" (n ⌊ g + pdr) sind keine Unterschiede in Grösse und Färbbarkeit der Zellen zu erkennen.

Stadium XII (Abb. 5)

Mit dem caudalen Verschluss der unteren Mitteldarmteile vereinigen sich die Mitteldarmzonen in der Mediane; die bisher durchwegs paarigen Coelomanlagen verschmelzen damit zum durchgehenden, jetzt auch allseitig deutlich begrenzten Strang, den wir als „Coelomkomplex" bezeichnen. Die beginnende Differenzierung vor allem der Kiemenherzen und des Ventrikels, die eine genaue Lokalisierung aller Coelomteile erlauben, lassen uns rückblickend in den verschiedenen Zonen des Coelommesoderms die Anlage folgender Organe erkennen (vgl. Abb. 5 und Abb. 6):

— in den Kiemenbasiszonen die Nierenanlagen (n),
— in den Mitteldarmzonen die Gonadenanlagen (g),

— in den Verbindungssträngen auf beiden Seiten die Perikardanlagen; das Perikardlumen tritt eben auf (plu).

— in deren caudalen Ausbuchtungen die Anlagen der Perikardialdrüsen (pdr).

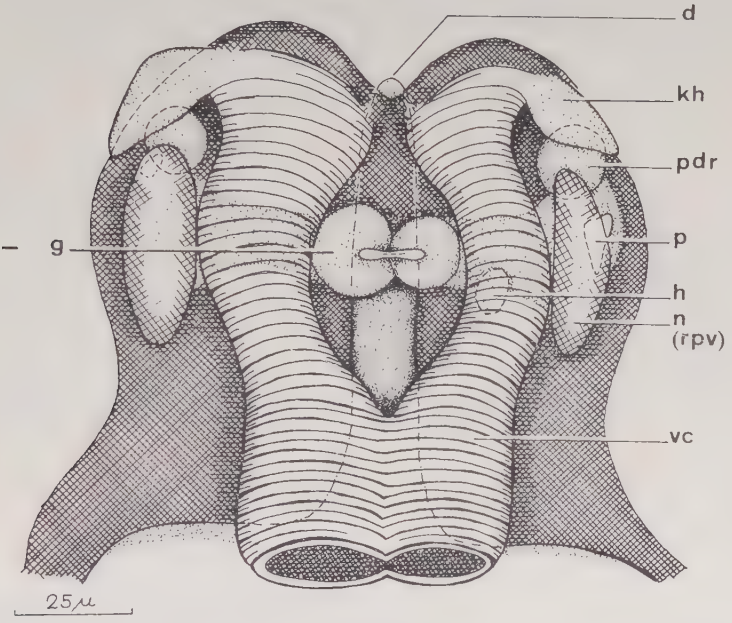


Abb. 5 (Stadium XII).

Der Coelomkomplex. Er stellt die Gesamtheit des als Coelommesoderm bezeichneten Zellenmaterials dar. Es lassen sich die folgenden Bezirke unterscheiden: Anlagen der Nieren, der Gonade, des Perikards, der Perikardialdrüsen. Als Renoperikardialverbindung (rpv) ist ein nicht klar abzugrenzender Bereich zwischen Nieren- und Perikardanlagen bezeichnet. Sie stellt den primären Zusammenhang zwischen den beiden Organen dar.
Die Mitteldarmzonen verschmelzen zur unpaaren Gonade (die ursprüngliche Paarigkeit lässt sich aber weiterhin erkennen; vgl. Abb. 6, 7, 8, 9).
Die Nierenanlage als lateraler Teil des Coelomkomplexes wächst aus der Ebene der Renoperikardialverbindung entlang der Venenschenkel rostralwärts und caudalwärts aus.

Ein vorerst nicht klar abzugrenzender Bereich zwischen Nieren- und Perikardanlage wird uns als Renoperikardialverbindung (rpv) (p. 742 und p. 751) beschäftigen.

Die bisher geschilderte Entwicklung zeigt klar:

— die Paarigkeit in der Anlage aller Coelomteile,

— den schon früh erscheinenden Zusammenhang der paarigen Anlagen der verschiedenen Coelomteile untereinander — die also primäre Zugehörigkeit aller genannten Teile zum Coelomsystem im Zustand eines massiven Coelomkomplexes,

— das erst sekundäre Zustandekommen einer (wenn auch relativ früh) unpaaren Gonade.

In diesem Rahmen aber beschäftigt uns nicht der vergleichend-morphologische Wert der Einheitlichkeit des Coelomkomplexes, vielmehr seine Bedeutung als Ausgangsbasis für den im folgenden beschriebenen Entwicklungsgang.

II. Die Ausgestaltung des Coelomkomplexes (Stadien XII-XV)

Stadium XIII: Lumenausweitung des Ventrikels mit seiner rechts am Mitteldarm aufsteigenden Anlage der Aorta cephalica und der hinter dem Enddarm absteigenden Wurzel der Aorta posterior. Vordringen des Kiemenherzlumens in der Kiemenbasis und Ausbildung der Herzvorhöfe (Kiemenvenen). Mediale Vereinigung der Leberschläuche unter Einschluss des Tintenbeutelendes.

Stadium XIV: Unterbrechung der Verbindung der Venenschenkel mit dem Sinus posterior. Erweiterung der Venae mesentericae (Peritonealtuben). Andauernde Verlängerung des Visceralkomplexes.

Stadium XV: „Verdrängung" des rechten Venenschenkels. Allmähliche linksseitige Verlagerung des Magens. Beginnende Einwärtsverlagerung der äusseren Dottersackmenge.

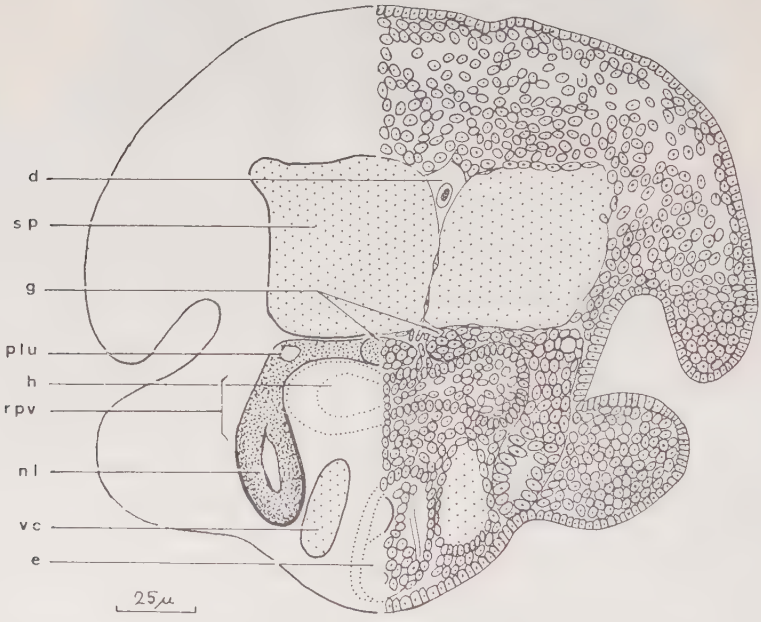


Abb. 6 (Stadium XII).

Die Schnittlage ist in Abb. 5 mit — bezeichnet. Das Perikardlumen (plu) erscheint paarig im „Coelommesoderm" (in der schematischen Hälfte eng punktiert). Das Auftreten des Nierenlumens (nl) wird vorbereitet durch epitheliale Anordnung der Zellen im lateralen Teil des Coelomkomplexes.

Die Reno-perikardialverbindung enthält die Anlagen von Ureter und Perikardialtrichter.

Die Ausgestaltung des Coelomkomplexes ist vom Beginn des Stadiums XII an durch das rasche Auswachsen von Niere und Perikard geprägt. Während das Perikard durch Vergrösserung der lateralen Bläschen (Abb. 6: plu) im Coelommesoderm an Volumen zunimmt, streckt sich die Nierenanlage auf jeder Seite zuerst aus ihrer lateralen, mit der Perikardanlage zusammenhängenden Zone an der Aussenseite der Venenschenkel nach hinten. Das Auftreten des Nierenlumens wird durch epitheliale Anordnung der Zellen vorbereitet (vgl. Abb. 3: kz und Abb. 6: nl).

1. Das Perikard

a) Die Ausbildung des Perikardlumens.

Auf jeder Seite im lateralen Bereich des Coelomstranges erscheint ein Lumen von der Grösse einer Zelle. Seine Lage an der Umbiegungsstelle des Stranges bezeichnet gleichzeitig das Anlagematerial der Perikardialdrüsen (p. 745). Die beträchtliche Vergrösserung dieser ersten frühen Perikardhöhlen und ihre gegenseitige Annäherung im Stadium XIII bereitet die Verschmelzung zur einheitlichen definitiven Perikardhöhle im Stadium XIII—XIV vor.

Bis ins Stadium XIII stehen die Venenschenkel in weiter Verbindung zum Sinus posterior. In der „Beuge" dieser Einmündungen liegen die Mesodermkomplexe von Perikard- und Ventrikelanlage. Die mediocaudalwärts vordringenden Perikardlumina lösen nun im Laufe des Stadiums XIII den Ventrikel aus seiner Verbindung mit dem umliegenden Mesoderm und unterbrechen schliesslich — nach ihrer medianen Verschmelzung — die caudalen Verbindungen der Venenschenkel zum Sinus posterior.

Die Rekonstruktion eines Stadiums XIII (Abb. 7) zeigt diese Entwicklung in vollem Gang. Zwischen Sinus posterior und Perikardialdrüse hat sich das Lumen jederseits als noch verhältnismässig schmale Spalte caudalwärts vorgeschoben (Abb. 8: 1—4) und strebt in zwei Ausläufern über (in Richtung Gonadenanlage) beziehungsweise unter (in Richtung Aorta posterior) dem Ventrikel gegen die Mediane (Abb. 8:2,3:plu). Im folgenden schiebt sich das Perikardlumen auch an der Hinterseite des Ventrikels medialwärts vor, so dass die endgültige Verschmelzung im Stadium XIII—XIV durch Auflösung des verbliebenen Mesocardiums auf seiner ganzen Länge (d.h. zwischen Wurzel der Aorta posterior und Gonadenanlage) erfolgt.

Damit liegt im Stadium XIV die unpaare Perikardhöhle vor (Abb. 9, vgl. dazu Abb. 10), die keinerlei Unterteilung mehr aufweist. Sie bleibt bis ins Stadium XVI im wesentlichen unverändert. Sie umschliesst von hinten her den Ventrikel (1); seitlich reicht sie bis an die Einmündungsstelle der Vorhöfe (3), weicht auf der Dorsalseite, wo sie durch ihre räumliche Erweiterung den Sinus posterior einengt, hinter die Gonadenanlage zurück; auf der Ventralseite umschliesst die

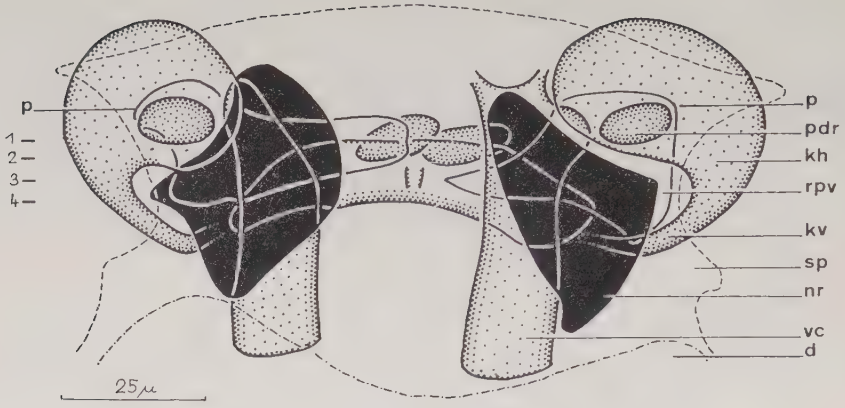


Abb. 7 (Stadium XIII).

Die paarigen Perikardlumina dringen mediocaudalwärts vor (vgl. auch Abb. 8: plu) und lösen den Ventrikel aus seiner Verbindung mit dem umliegenden Mesoderm. Entlang der Venenschenkel dehnen sich die Nieren weiter aus: nach vorn gegen die Gabelungsstelle der Venenschenkel, nach hinten gegen die Mündungsstellen der Venenschenkel in den Sinus posterior. Das Anlagematerial für Perikardialtrichter und Ureter (rpv) liegt jetzt auf beiden Seiten zwischen der Einmündungsstelle der Venenschenkel ins Kiemenherz und der Kiemenvene. Das Vordringen des Perikardlumens bringt eine deutlichere Abgrenzung der Gonade und der Perikardialdrüsen innerhalb des Coelomsystems.

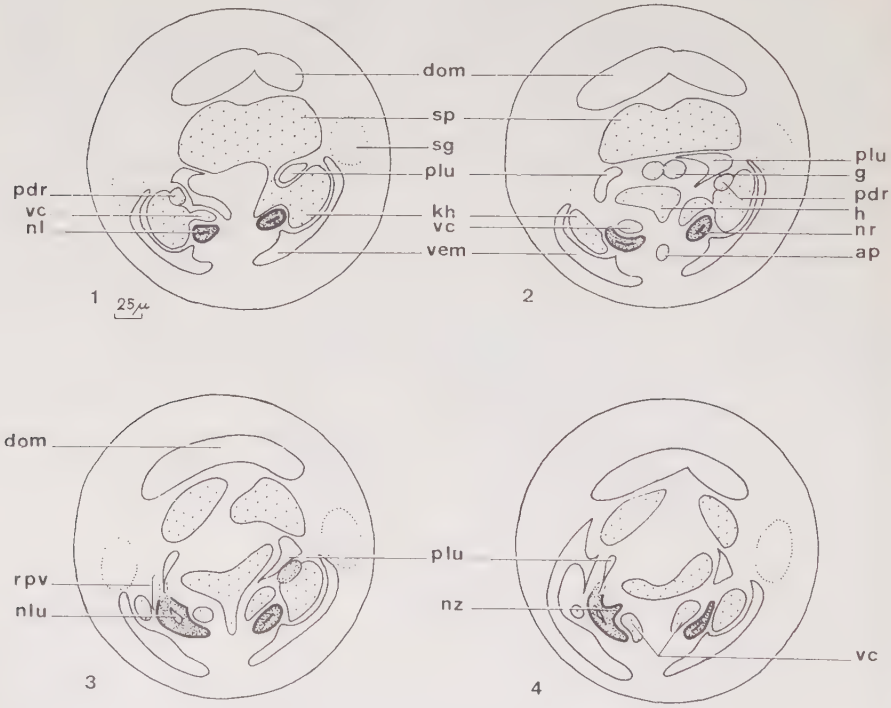


Abb. 8 (Stadium XIII).

Das Perikardlumen (plu) strebt in zwei Ausläufern gegen die Mediane vor: in Schnitt 2: in Richtung Gonadenanlage, in Schnitt 3: in Richtung Aorta posterior (p in Abb. 7 zeigt das Entsprechende).

Das Nierenlumen erscheint als feine Spalte. Vor der Kiemenvene tritt ein Nierenzipfel (nz) in Beziehung mit der Vena mesenterica. Er stellt die erste Anlage der später mächtigen Nierenausdehnung vor dem Herzen dar (vgl. Abb. 10 und Abb. 16), die sinus anteriores nach Naef.

Perikardhöhle noch halbwegs die Wurzel der Aorta posterior (2). Ebenso wölbt sich auch die Wurzel der Aorta cephalica ins Perikardlumen vor (2). Die Perikardialdrüsen schliesslich ragen als rundliche Erhebungen in die Perikardhöhle. Caudal dehnt sich das Perikard bis unter die Innenwand der Mantelhöhle aus. Auf den Kontakt des Perikards mit der Niere hinter den Venenschenkeln (1), der für die weitere Ausgestaltung der Leibeshöhle in späteren Stadien bedeutsam

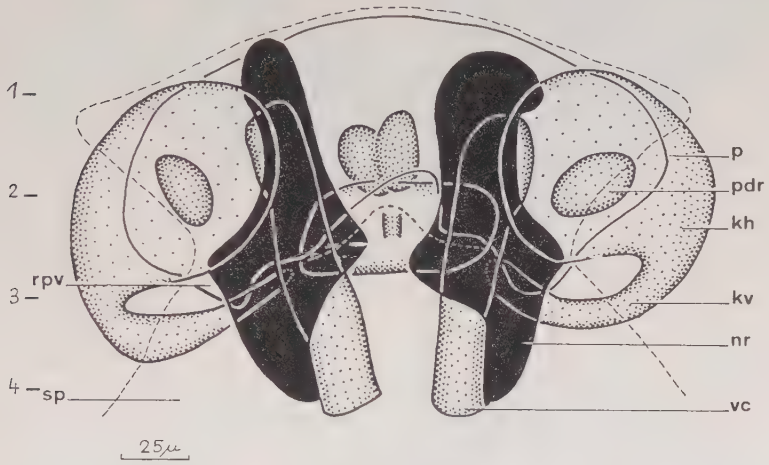


Abb. 9 (Stadium XIV).

Die Perikardlumina verschmelzen zur unpaaren Perikardhöhle, die keinerlei Unterteilung mehr aufweist (p).
Die Nieren schieben sich caudalwärts über die Venenschenkel und treten nach der Abschnürung der Venenschenkelmündungen in den Sinus posterior in Kontakt mit der Perikardwand. Das Hinterende des Visceralkomplexes wird erfüllt von den Nieren und dem Perikard. Rostral rücken die Nierensäcke vor die Gabelungsstelle der Venenschenkel, zugleich nähern sie sich einander in der Mediane ventral der Venenschenkel.

ist, kommen wir zurück (p. 741). Die Ausbildung der Perikardhöhle vor den Perikardialdrüsen, im Bereich der distalen Teile der Herzvorhöfe (3), wird bei der Beschreibung der Renoperikardialverbindung zu behandeln sein (p. 742).

b) Die Ausdifferenzierung des Coelothels.

Bereits von Naef (1909, p. 20) wurde anhand der Entwicklung von *Loligo vulgaris* festgestellt, dass die epitheliale Auskleidung des Perikards durch Differenzierung der umliegenden Mesodermzellen zustande kommt. Diese Differenzierung ist dadurch gekennzeichnet, dass sich das Coelothel zuerst in jenen Teilen des Perikards ausbildet, die infolge der Lumenentwicklung einen endgültigen Stand hinsichtlich ihrer Lage und relativen Ausdehnung gegenüber den umliegenden Organen erreicht haben. So tritt ein eigentliches Coelothel zuerst in den seit-

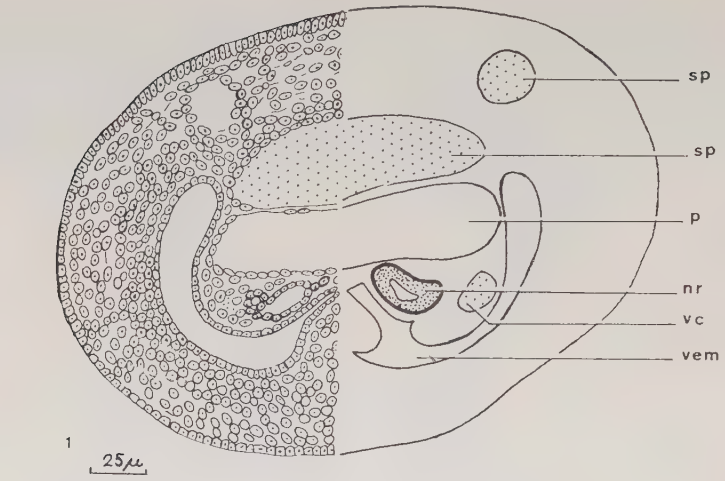


Abb. 10 (Stadium XIV).
1 und 2: Kontakt zwischen Nierenwand und Perikardwand hinter den Venenschenkeln.

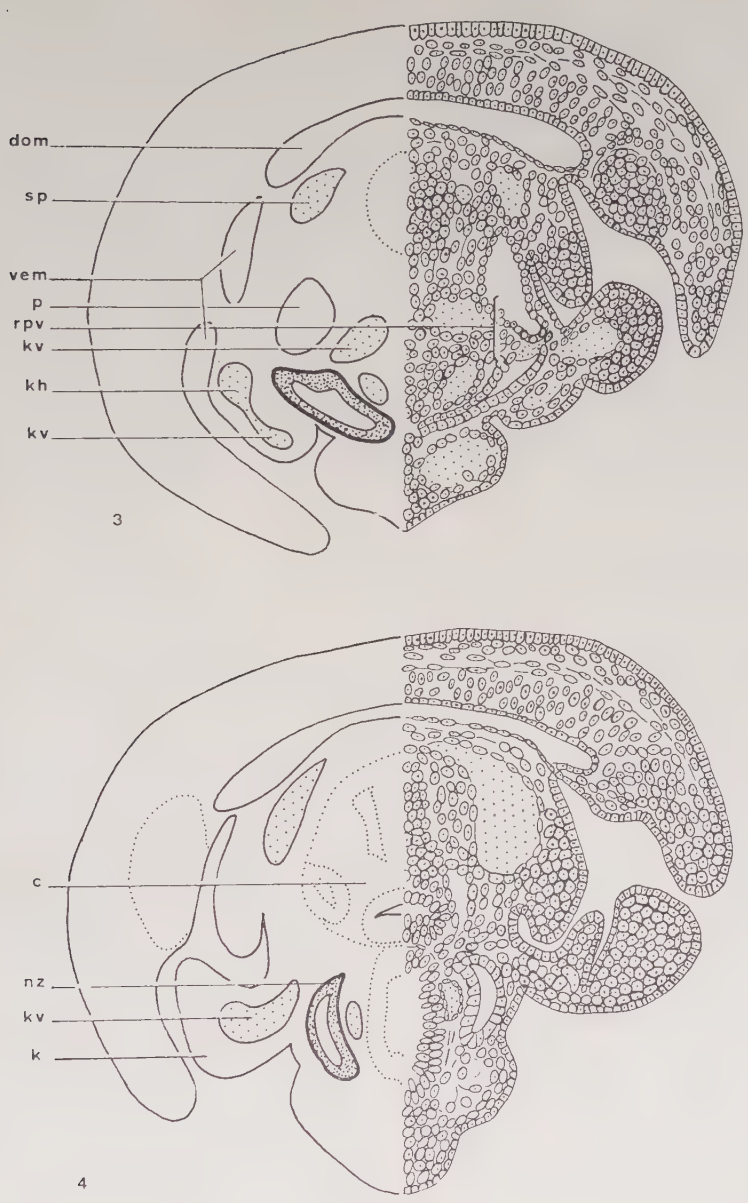


ABB. 10 (Stadium XIV).

3: Zone der Renoperikardialverbindung. 4: Zone des Nierenzipfels (nz). Die das Perikardlumen begrenzenden Mesodermzellen differenzieren sich zu einem Coelothel mit stark abgeflachten Kernen. Die Zellen der Nieren, die den Venen anliegen, differenzieren sich zu hohen zylindrischen Zellen, während sich die Kerne der Zellen der Nierenaussenwand abzuflachen beginnen.

lichen Teilen der Perikardhöhle auf, die einerseits durch die Aussenwand des Visceralkomplexes (Innenwand der Mantelhöhle), andererseits durch den Sinus posterior begrenzt sind. Interessanterweise sind dies auch die ontogenetisch ältesten Teile des Perikardlumens.

Die Abfolge dieses Differenzierungsganges können wir den Schnitten von einem Stadium XIV entnehmen (Abb. 10), in dem weitgehend ausgebildete Partien neben noch völlig undifferenzierten vorliegen. Ausgehend von den undifferenzierten Zellen des Coelommesoderms, wie sie noch in der Renoperikardialverbindung (3) und um den hintersten Teil des Ventrikels vorhanden sind, finden wir etwa entlang der seitlichen Teile des Ventrikels rundliche Mesodermzellen in epithelialer Anordnung (2). Leicht abgeflacht sind die Wandzellen im Überzug der Perikardialdrüsen (2). Stark abgeflachte, auseinanderweichende Kerne finden wir entlang dem Sinus posterior (1 und 2). Im Laufe des Stadiums XV vollendet sich diese Differenzierung zum eigentlichen Coelothel, wie wir ihm später (p. 750) wieder begegnen werden. Dann liegen die stark abgeflachten Kerne weit auseinander.

2. Die Nieren

a) *Die topographische Entwicklung der Nierensäcke.*

Wie wir weiter oben (p. 732f) ausgeführt haben, besteht auch bei *Octopus* — den Aussagen FAUSSEK's über *Loligo* (p. 729) im wesentlichen entsprechend — ein primärer Zusammenhang zwischen Perikard- und Nierenanlage. Im Anschluss an die Beschreibung der Perikardentwicklung soll uns daher im folgenden das Auswachsen der distalen Teile des Coelomkomplexes beschäftigen, die wir in ihrer ersten Erscheinungsform als Kiemenbasiszonen (p. 731) bezeichnet haben (Abb. 2, Abb. 3). Das Auswachsen dieser Anlagen steht in engem Zusammenhang mit der Ausgestaltung der unmittelbar benachbarten Venenschenkel. Im Verlaufe des Stadiums XII streckt sich dieser seitliche Abschnitt (Abb. 5: n, vgl. Abb. 6) an der Aussenseite der Venenschenkel einerseits caudalwärts und endet vorerst unter der frühen Kiemenherzanlage, andererseits auch als leichte Ausbuchtung rostralwärts. Das Anlagematerial der Niere lässt schon früh (Zustand der Kiemenbasiszone) eine deutliche epitheliale Anordnung erkennen, indem die distale Lagerung der Kerne in der soliden einschichtigen Wandung die spätere Lumenbildung andeutet.

Das Stadium XIII (Abb. 7, Abb. 8) bringt gleichzeitig mit der von den ursprünglichen Teilen (Abb. 8: 3, 4 links) ausgehenden Lumenbildung eine weitere Ausdehnung der Nierenkomplexe an der Seite der Venenschenkel. Lässt sich caudal noch kaum eine wesentliche Veränderung erkennen, so zieht sich der vordere Teil zuerst als feiner Zipfel aufwärts an die Oberseite des Venenschenkels vor der

Kiemenvene (4, vgl. auch Abb. 11), tritt dadurch mit der unmittelbar davor liegenden Vena mesenterica in Beziehung und folgt dann wieder der Aussenseite des Venenschenkels gegen die Gabelungsstelle der Vena cephalica.

Das Material der ursprünglichen Verbindung von Perikard und Niere (Renoperikardialverbindung p. 733) liegt vor der Einmündung der Venenschenkel ins Kiemenherz und hinter der Kiemenvene (Abb. 8: zw. 1 links, resp. 2 rechts und 4). Das Lumen in Form einer feinen Spalte ist vorerst auf diesen Abschnitt beschränkt.

Im Stadium XIV (Abb. 9, Abb. 10) tritt nun der caudale Teil der Nierenanlagen, der bereits eine kleine Höhlung aufweist, nach der Abschnürung der Venenschenkelmündungen in den Sinus posterior, mit dem nun stark erweiterten Perikard in Kontakt (1). Gleichzeitig bahnt sich (durch die Lumenvergrösserung) die mediale Annäherung der Nierensäcke unter den Venenschenkeln an (2). Damit erweitert sich die Kontaktfläche zwischen Niere und Perikard bis an die Wurzel der Aorta posterior.

Das Stadium XV ist von einer allgemeinen Volumenvergrösserung der Nieren beherrscht. Dabei stossen vorerst die unteren Teile der Nierensäcke unter dem Perikard in der Mediane zusammen. Caudal wölben sie sich weit über die Hintergrenze des Venenkomplexes aus und erfüllen zusammen mit dem Perikard das Ende des sich verlängernden Visceralkomplexes. Seit dem Stadium XIV hat sich das Lumen in alle Teile der Nieren ausgedehnt, so vor allem auch in jenen den Venae mesentericae von hinten anliegenden Zipfeln, die sich gleichzeitig dorsomedialwärts verlängert haben und mit Ventrikel und Perikard in Kontakt getreten sind (vgl. Abb. 10: 3 und 4). Diese Nierenausbuchtungen finden ihre entsprechenden Gebilde bei den Decapoden in den sogenannten Sinus anteriores (Naef 1912, p. 438). Auch an der Aussenseite der Mesenterialvenen reichen die Nieren nun weit dorsalwärts, stossen vor ihnen an das Hepatopankreas und reichen rostral über die Gabelungsstelle der Hohlvene hinaus. Sie nähern sich schon auf der Höhe der Venenschenkel ventral einander an und legen sich unter dem unpaaren Hohlvenenteil vollends aneinander. Mit der „Verdrängung" des rechten Venenschenkels durch den Enddarm (Boletzky 1968) bleibt der rechte Nierensack in seinem Wachstum bedeutend zurück und reicht bereits im Stadium XVI viel weniger weit rostralwärts als der linke (vgl. Abb. 15). Dieser Zustand bleibt bis ans Ende des Embryonallebens bestehen.

b) *Die Differenzierung des Nierenepithels.*

Die frühe Nierenanlage besteht aus einer einfachen Zellage, die vor dem Auftreten eines Lumens, noch gewissermassen in sich verschmolzen, eine doppelte Zellschicht bildet (Abb. 6: nl). Die Differenzierung in die völlig verschiedenen Epitheltypen von Harnsackwand und Venenanhängen setzt erst einige Zeit nach Ausbildung des Nierenlumens ein. In den Stadien XIII und XIV (Abb. 8, Abb. 10, vgl. auch Abb. 11, Abb. 12) ordnen sich die den Venen zugekehrten

Zellen deutlicher epithelartig an und die Zellen der übrigen Teile beginnen sich etwas abzuflachen.

Erst im Stadium XV, in dessen Verlauf das Lumen auch in die äussersten Teile der Anlage vorgedrungen ist, flachen sich die Zellen in den äusseren Partien der Nierensäcke (den als Harnsäcke zu bezeichnenden Teilen) sehr stark ab, während die den Venenwandungen direkt anliegende epitheliale Schicht ein dichtes hohes Zylinderepithel darstellt, das sich bis in die spätesten Embryonalstadien kaum verändert (p. 750). Schon im Stadium XVI ist das Harnsackepithel sehr stark abgeflacht, wobei der Übergang der beiden Epitheltypen nicht scharf gegeneinander abzugrenzen ist.

3. Die Renoperikardialverbindung

Ausgehend von dem massiven Coelomkomplex im Stadium XII wenden wir uns der Renoperikardialverbindung zu (p. 733), die die Anlagen von Ureter und Perikardialtrichter enthält.

Im Zusammenhang mit der Lumenbildung in Perikard und Niere stösst aus jedem dieser Organe im Stadium XIII (Abb. 8: 3,4) eine feine Spalte vor (Abb. 11). Dass es sich hier um eine dem Renoperikardialgang der Decapoden (Faussek 1900, Naef 1909; 1912 p. 330) entsprechende Bildung handelt, unterliegt keinem Zweifel. Hinsichtlich seiner Entwicklung bei *Octopus* muss aber mit allem Nachdruck hervorgehoben werden, dass erst in spätester Zeit des Embryonallebens der Durchbruch zu einem offenen Kanal erfolgt (p. 752). Wir legen auf diesen Umstand deshalb besonderes Gewicht, weil Naef (1912, p. 330) in seiner vergleichenden Studie über die Morphologie des Coelomsystems de facto seinen Irrtum hinsichtlich der eingangs erwähnten Ausbildung einer primären Verbindung zwischen Perikard und Niere, wie sie von Faussek beschrieben worden war (p. 729), zugibt (ohne indessen seine unberechtigten Ausfälle gegen Faussek zu revidieren). Er erkennt eine freie Kommunikation zwischen Niere und Perikard ohne offene Verbindung mit der Mantelhöhle, während des späten Embryonallebens gleichzeitig aber auch den Octopoden zu.

Im Stadium XIV (Abb. 10: 3 rechts) erweitert sich die aus der Perikardhöhle hervorgehende Spalte zu einem kurzen Divertikel (Abb. 12), der von einem kubischen Epithel umgeben ist, zur Anlage des Perikardialtrichters. Damit ist das ventral anschliessende, noch nicht weiter differenzierte Material der Renoperikardialverbindung als Anlage des Ureters definiert; sein unscharf begrenztes Lumen reicht vorerst nicht bis in seinen obersten, an den Perikardialtrichter anschliessenden Teil, der dem Herzvorhof dorsocaudal anliegt. Im Gegensatz zur relativ frühen Ausdifferenzierung des Perikardialtrichters setzt die Ausgestaltung des (von jenem jetzt immer klar unterschiedenen) Ureters erst im Stadium XVI deutlicher ein (p. 752).

Bereits im Stadium XV schiebt sich der (sich verlängernde) Perikardialtrichter auf die Oberseite des Vorhofes, nähert sich damit auch dem Ektoderm der Mantelhöhle und zieht die Ureteranlage gewissermassen nach, in der das Lumen gleichzeitig weiter dorsalwärts vorstösst.

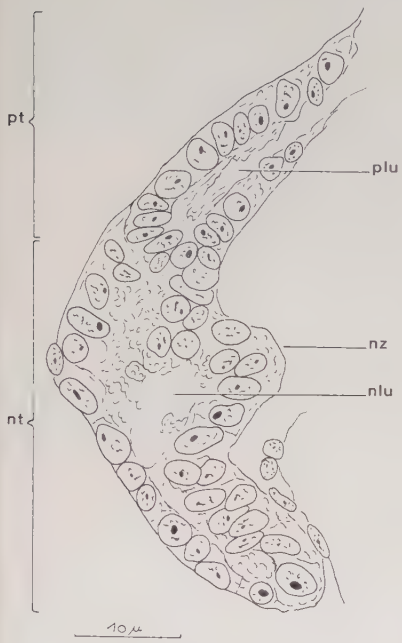


Abb. 11 (Stadium XIII).

Aus dem Perikardteil (pt) wie aus dem Nierenteil (nt) stösst eine Spalte vor. Es handelt sich um eine dem Renoperikardialgang der Decapoden entsprechende Bildung. In spätester Zeit des Embryonallebens erfolgt der Durchbruch. (Die Abb. ist Schnitt 3 in Abb. 8 entnommen.)

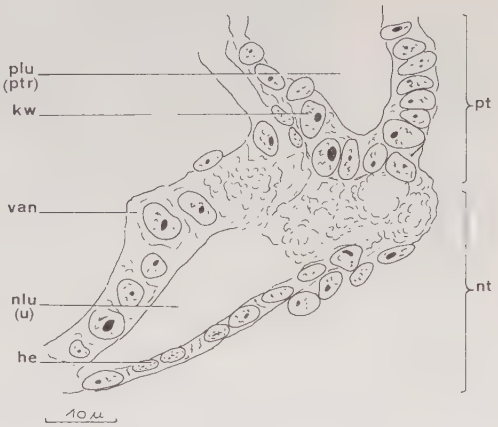


Abb. 12 (Stadium XIV).

Das Lumen des Perikardteils erweitert sich zum kurzen Divertikel, dem Perikardialtrichter (ptr). Damit ist das ventral anschliessende Material des Nierenteils als Ureter definiert. (Die Abb. ist Schnitt 3 in Abb. 10 entnommen.

Daraus ergibt sich also, dass der Perikardialtrichter in seiner Ausbildung und topographischen Verschiebung dem Ureter vorangeht. Hinsichtlich seiner histologischen Differenzierung sei indessen darauf hingewiesen, dass sein kubisches Epithel nicht aus einer Neudifferenzierung hervorgeht. Vielmehr bleibt (im Gegensatz zum weiter oben beschriebenen, schliesslich ganz ausgeflachten Coelothel) die ursprünglich massive Struktur bestehen.

4. Die Gonade

Das Anlagematerial der Gonade ist in der paarigen Mitteldarmzone enthalten (p. 731) und wird im Stadium X sichtbar. Im Stadium XII (Abb. 5, Abb. 6),

wenn die genannten Zonen sich hinter dem Mitteldarm vereinigen, ist der Zusammenhang der Gonadenanlagen mit dem übrigen Coelomkomplex bereits deutlich und zeigt, dass die Gonade nicht erst nachträglich mit dem Perikard in Beziehung tritt, wie FAUSSEK dies für *Loligo* gesichert hält (p. 729).

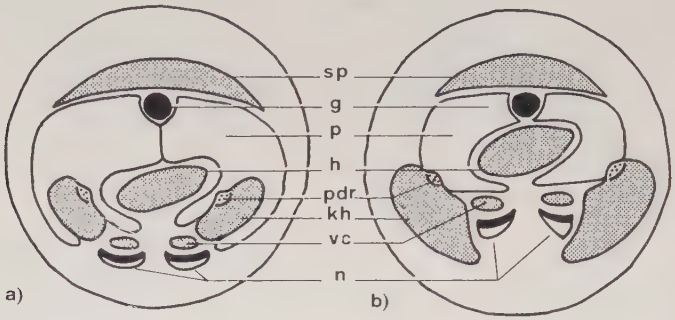


ABB. 13 (Stadium XIV).

a) bei *Loligo* rückt die Gonade im Laufe der Embryonalentwicklung dorsalwärts von Magen und Ventrikel weg. *b)* bei *Octopus* bleibt die Gonade auch nach der Vereinigung der Perikardhöhlen mit dem Ventrikel in Verbindung. (*Loligo* nach einer Zeichnung von NAEF schematisiert.)

ABB. 14
(Stadium XV).

Es lassen sich in der Gonadenanlage zwei Kerntypen unterscheiden (kez und m). Man beachte ihre Lage.

Der Zeitpunkt, den NAEF (1909) für das Auftreten der Gonade bei *Loligo* angibt, zu dem nämlich die Perikardhöhlen median zusammenstossen, bringt bei *Octopus* lediglich eine deutlichere Abgrenzung der Anlage innerhalb des Coelomkomplexes. Sie liegt nun als einheitliches Gebilde, dessen Zellanordnung aber die ursprüngliche Paarigkeit noch klar erkennen lässt (Abb.7, Abb. 9), an der Oberseite des Ventrikels dem Sinus posterior an (Abb. 8). Vorn schliesst das den Magen umgebende Mesoderm unmittelbar an. Diese Verbindung zu Ventrikel und Mitteldarmkomplex bleibt auch nach der Vereinigung der Perikardhöhlen im Stadium

XIV (Abb. 13) erhalten — im Gegensatz zu der für *Loligo* beschriebenen Entwicklung, in deren Verlauf die Gonadenanlage bei der Verschmelzung der Perikardhöhlen von Herz und Magen dorsalwärts wegrückt. Bis zum Ende des Embryonallebens bleibt die Gonade histologisch weitgehend unverändert. In der Gonadenanlage eines Stadium XV (Abb. 14) lassen sich indessen bereits zwei Kerntypen unterscheiden: grössere, chromatinarme Kerne scheinen die späteren Keimzellen zu repräsentieren, während die etwas kleineren, vorwiegend peripher gelegenen Kerne, denen des übrigen Mesoderms ähnlich sind und den eigentlichen Gonadenkörper bilden.

5. Die Perikardialdrüsen

Die Anlagen der Perikardialdrüsen erscheinen im Stadium XI (p. 732). Aussehen und Lage beweisen ihre direkte Zugehörigkeit zum Coelomkomplex (Abb. 5). Sie liegen den Kiemenherzanlagen dorsal an; von den rostral anschliessenden Perikardteilen sind sie nicht scharf abzugrenzen. Erst die Ausweitung des Perikardlumens lässt diese Drüsenanlagen als kugelige Zellhaufen klar erkennen (Abb. 7, Abb. 9, Abb. 8: 1, 2 und Abb. 10: 2). Gegen Ende des Stadiums XIII beginnen sie sich in die Perikardhöhle vorzuwölben, indem sich das Coelothel, dessen Zellen sich allmählich abflachen, den rundlichen Erhebungen anschliesst (p. 740). Ihre histologische Differenzierung setzt im Stadium XIV—XV mit einer geringen Auflockerung der Zellen ein. (Die Kerne selber bleiben unverändert.) Gleichzeitig beginnt das Lumen des Kiemenherzens in die Drüsenanlage vorzudringen. Damit ist die Ausgangslage für die entscheidenden Veränderungen in den folgenden Stadien (p. 755) gegeben.

III. Das Coelomsystem in den späteren Embryonalstadien (Stadien XVI — [1])

Stadien XVI—XVII: Mächtiger innerer Dottersack engt die Organe in ihrer Ausdehnung ein.

Stadien XVIII—:* Allmähliche Reduktion der inneren Dottermenge.

Die späteren Embryonalstadien bringen die zunehmende Ausdifferenzierung der Organe, die mächtige Erweiterung der Nierensäcke, die beginnende Gliederung des Perikards und das Auftreten der Gonodukte.

---

[1] Der Schlüpfmoment und damit der Beginn der postembryonalen Phase ist nicht genau festgelegt (vgl. Mangold 1963, 1966 und Fioroni 1964).

1. Die „Reduktion" des Perikards

Stadium XIV (Abb. 9) zeigte das Perikard in seiner grössten relativen Ausdehnung (p. 735). Ausser der paarigen primären Renoperikardialverbindung, die sich zu Ureter und Perikardialtrichter differenziert (p. 742), besteht kein eigentlicher Zusammenhang zwischen der einheitlichen Perikardhöhle und den paarigen Nierensäcken; deren Wandungen stehen jedoch miteinander in Kontakt — einerseits caudal der Venenschenkel, andererseits über den Herzvorhöfen, also seitlich des Ventrikels (p. 741).

Für den im Stadium XVI einsetzenden Prozess, der als « Reduktion zu den Wasserkanälen » (NAEF 1912, p. 326; 1913, p. 430) den schon den ältesten Autoren bekannten Adultzustand (vgl. Abb. 1a) herbeiführt, dienen uns diese Kontaktstellen zur Orientierung bei der Beschreibung dieser Entwicklung.

Sie ist vor allem durch eine zunehmende Dominanz der Niere gekennzeichnet. Die Reduktion des Perikards, die daraus resultiert, lässt sich am besten durch die Beschreibung der Nierenerweiterung zeigen. Aus Gründen der Uebersichtlichkeit gliedern wir den Nierenkomplex — der Lage der oben genannten Kontaktstellen entsprechend — in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt.

a) *Der hintere Nierenabschnitt*
(hinter den Venenschenkeln).

In ihrem Verlauf, ventral der Venenschenkel und über deren Bifurkationsstelle hinaus entlang der Vena cephalica, zeigen die Nierensäcke keine Veränderung. In der Mediane sind sie im Stadium XV an der Wurzel der Aorta posterior zusammengetroffen (die gemeinsame „Naht" im ventralen Mantelseptum) und dehnen sich nun gegen vorn und hinten gewaltig aus. Die Spitze des linken Nierensackes erstreckt sich rostral weiter gegen die Aftergegend, während der rechte merklich zurückbleibt (p. 741) und in seinem dem Enddarm anliegenden Teil ein kubisches Epithel ausdifferenziert (p. 751). Die Nierenabschnitte, die sich zwischen der Mündungsstelle der Hohlvenenschenkel ins Kiemenherz und der Bifurkationsstelle derselben caudalwärts über den Venenkomplex erhoben haben und im Stadium XV (p. 741) mit dem Perikard das Hinterende des Visceralkomplexes bildeten, verdrängen durch ihre Ausweitung das Perikardlumen in den seitlich hinter dem Ventrikel gelegenen Teilen in charakteristischer Weise:

Im Stadium XVI (Abb. 15) sind die Nieren caudal der Aorta posterior und ventral des Herzens einerseits in der Mediane völlig zusammengetroffen, andererseits schieben sie sich entlang der Innenfläche der Kiemenherzen dorsalwärts hinter die lateralen Partien des Perikards vor. Das folgende Stadium zeigt zwei mächtige Nierenkuppen, die ihre mediane Kontaktfläche dorsalwärts vergrössern und auch lateral entsprechend vordringen. Damit wird die Perikardhöhle von seitlich hinten her „in die Zange" genommen und das Lumen um den Ventrikel

eingeengt (Abb. 15: zwischen x und Pfeil). Im Stadium XVIII haben die Nierenkuppen sich median völlig zusammengelegt und die Beziehung des Perikards zur Mantelhöhle unterbrochen, indem sie sich zwischen Mantelhöhlenepithel und Coelothel ausdehnen und die Spitze des Eingeweidesackes vollständig einnehmen. Da sich die Nieren dabei auch einwärts gegen den Ventrikel ausbuchten, wird die

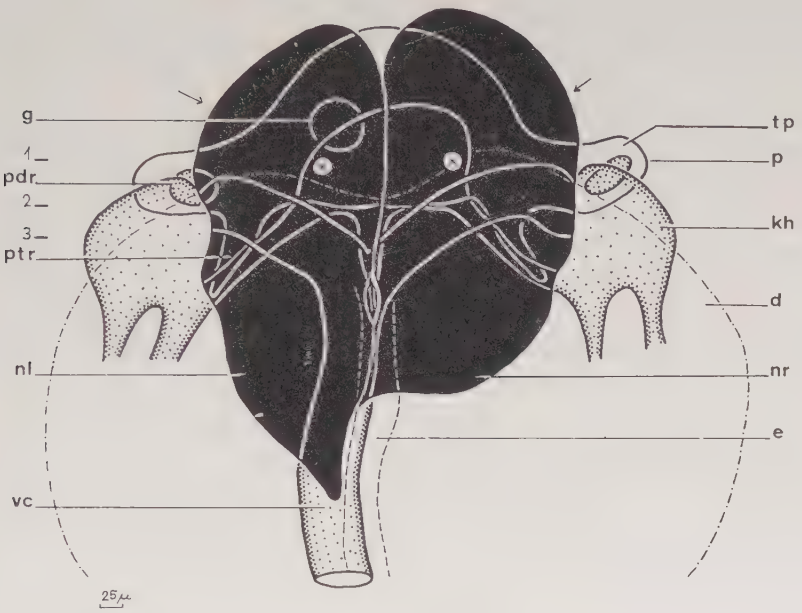


Abb. 15.

(Stadium XVI; gilt auch als Schema für die nachfolgende Entwicklung.)
Die Nieren wachsen zu mächtigen Säcken aus. Die Perikardhöhle wird in ihrer Ausdehnung eingeengt (man beachte die Einbuchtung von p in Pfeilrichtung gegen x am Ventrikel). Es entsteht dadurch eine gewisse Gliederung in Gonadensack, „Wasserkanäle" und Taschen der Perikardialdrüsen. Sie wird in der weiteren Entwicklung noch ausgeprägter und führt den Adultzustand herbei (vgl. Abb. 1*a*).
Die Perikardialtrichter differenzieren sich zu deutlich begrenzten Rohren.

in den Stadien XIV und XV (p. 735) geräumige Höhle hinter dem Ventrikel einerseits zu einem engen Raum, der zwischen dem zur Vena genitalis reduzierten Sinus posterior (Boletzky 1968) und der Dorsalseite des Herzens weiterhin die Gonade enthält; andererseits werden die seitlichen Teile des Perikards (welche die Perikardialdrüsen umgeben) etwas vom Ventrikel weggeschoben (vgl. dazu p. 750). Im Stadium XIX legen sich die Nieren dann direkt seitlich hinten an den Ventrikel an (Abb. 15: x, Abb. 16: 1) während sie an der Dorsalwand des Perikards rostral auf die Höhe der Perikardialdrüsen reichen (Abb. 16: 1, 2 rechts: nah). (Vgl. dazu p. 750.)

In den uns noch zur Verfügung stehenden Stadien sind keine weiteren Veränderungen mehr festzustellen. Mit der teilweisen Verdrängung des Perikardlumens aus dem Bereich des Ventrikels und dem direkten Anlegen der Nierensäcke ans Herz ergibt sich eine gewisse Gliederung, die uns an den Adultzustand erinnert (p. 727): Als schmale Spalte zwischen den Nierensäcken zieht das Perikard von der Aorta posterior schräg über den Ventrikel zur Gonade. Diese Spalte geht nun beidseits in die Lumina über, die die Perikardialdrüsen enthalten; einerseits seitlich der Gonade (also auf der Dorsalseite des Herzens), andererseits hinter den Herzvorhöfen (also auf der Ventralseite des Herzens). Die dorsocaudale Spalte muss als Gonadenabschnitt bezeichnet werden, während die seitlich an die Kiemenherzen angelegten Lumina die Kiemenherztaschen darstellen. (Bei *Octopus* zutreffender: Taschen der Perikardialdrüsen.) Die späteren „Wasserkanäle" müssen in den Ausmündungen des Gonadenteils in die Kiemenherztaschen gesehen werden. Das caudale Vordringen der Nierenteile aus dem Bereich der Herzvorhöfe (p. 750) und das Auftreten der Gonodukte an der Dorsalwand des Perikards (p. 754) sprechen dafür, dass die jetzt noch bestehende ventrale Verbindung schliesslich unterbrochen wird und die Ausmündungen seitlich der Gonade die definitiven „Wasserkanäle" darstellen.

Faussek (1900, p. 165 u. 209) glaubt, dass Nieren- und Blindsackdruck als gestaltende Faktoren bei der geringen Perikardeinengung bei *Loligo* wirken. Nach der Entleerung der Nieren nach aussen soll sich die Perikardhöhle wieder etwas vergrössern (er gibt zu, dass er dies nie direkt beobachten konnte); damit stellt diese Einengung offenbar keine wirkliche Wachstumserscheinung dar. Auch bei *Octopus* könnten Einwände dieser Art gemacht werden (Nierendruck, Dotterdruck). Wir glauben aber mit der folgenden Beobachtung die Gliederung des Perikards als tatsächlichen Wachstumsprozess weiter zu belegen. Im Stadium XX bildet sich auf der Dorsalseite der Venenschenkel (nahe an der Einmündung in die Kiemenherzen) eine blutgefüllte Ausstülpung. Das älteste uns zur Verfügung stehende Stadium (4. Tag nach Schlüpfen) zeigt diese Venenausstülpung dorsalwärts entlang der Nierenwand in der eingeengten Perikardzone („Wasserkanäle") zwischen Ventrikel und Kiemenherztaschen verstreichend (Abb. 16: 1). Bei der Ausbuchtung dürfte es sich um eine Oberflächenvergrösserung der Venen im Zusammenhang mit der Ausbildung der Venenanhänge handeln (vgl. p. 751); auffällig hingegen ist vor allem ihre Lage.

b) *Der vordere Nierenabschnitt*
(vor den Herzvorhöfen).

Auch die Veränderungen an der zweiten Kontaktstelle tragen mit zur Gliederung des Perikards bei (p. 746).

Die im Stadium XV (p. 741) mit einem geringen Lumen ausgestatteten Nierenzipfel zwischen Peritonealtuben und Ventrikel weiten sich von Stadium XVI

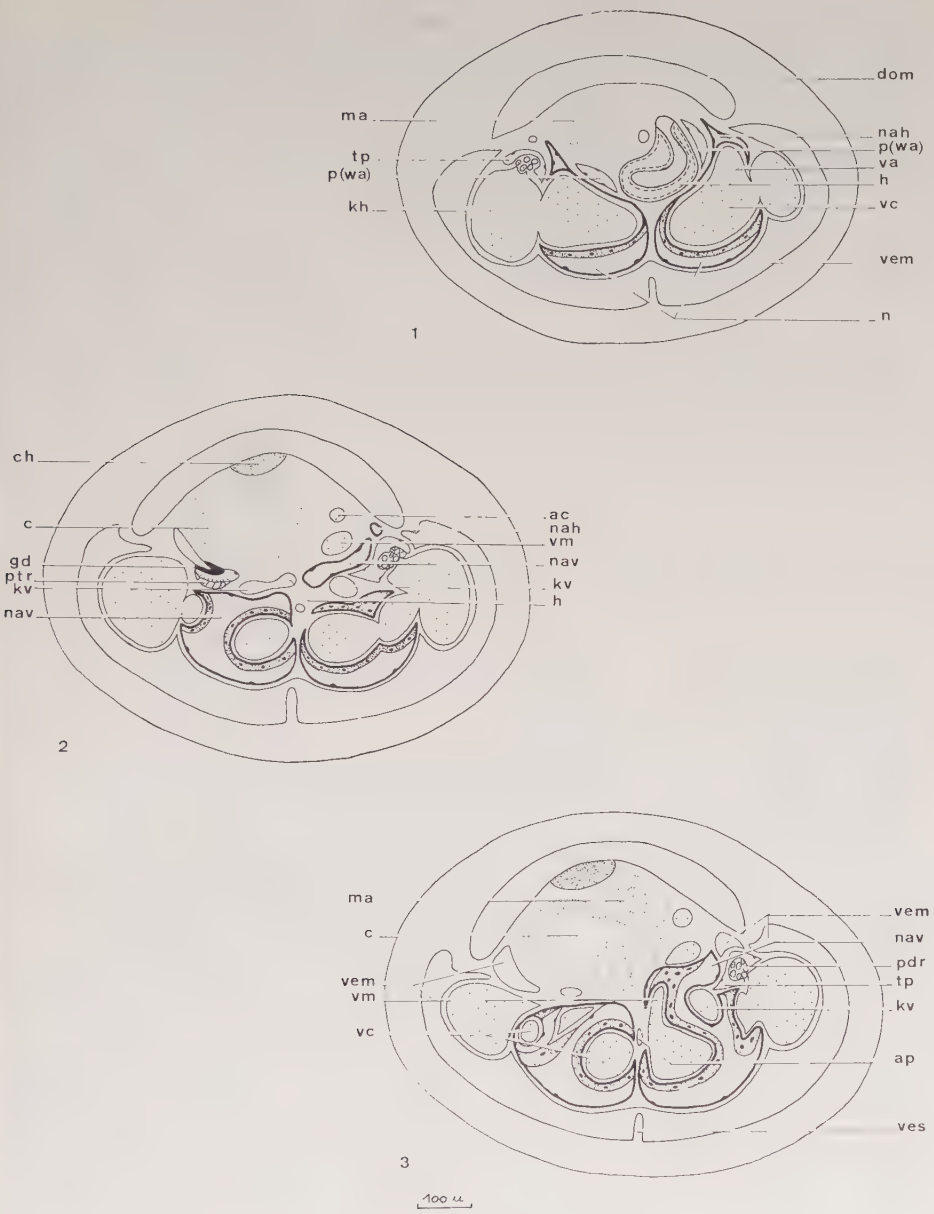


Abb. 16 (geschlüpft).

1: Auf beiden Seiten erscheint eine Ausstülpung der Venenschenkel entlang dem hinteren Nierenabschnitt (nah) (vgl. Schnittlage in Abb. 15). 2 und 3: Die vorderen Nierenabschnitte (nav) weiten sich zwischen Ventrikel und Enddarm entlang der Peritonealtuben mächtig aus und ihre Spitzen treffen dorsal vor den Wasserkanalzonen mit den Spitzen der hinteren Nierenabschnitte zusammen (nav und nah in 2 rechts: „Zangenspitzen"). 2 links: Man beachte die Ausmündungsstelle des Perikardialtrichters aus der Tasche der Perikardialdrüse und die Lage des Gonoduktes.

(Abb. 15) weg immer mehr als hohle Lappen vorn und ventral am Herzen aus und buchten sich hinter dem Enddarm median gegeneinander vor (Abb. 16: 2 und 3). Stets bleiben ihre Epithelien aber durch ein dünnes kernarmes Bindegewebe voneinander getrennt. Seitlich vorn am Ventrikel dehnt sich der Lappen über den Herzvorhöfen entlang der Perikardwand weiter dorsalwärts vor (Abb. 16: 2, 3: nav). Zusammen mit dem von dorsal hinten herkommenden Nierenteil (Abb. 16: 1: nah) (der bis auf die Höhe der Perikardialdrüsen reicht, p. 747) wird die „Wasserkanalzone" geradezu ringförmig „in die Zange" genommen (Abb. 16: 2) d.h. deren Lumen eingeengt; lateral beeinflusst er durch die Volumenzunahme Kiemenherztaschen und Perikardialtrichter in Lage, Form und Ausdehnung, indem erstere etwas vom Herzen weggeschoben (vgl. p. 747) und letztere von dorsomedial her an ihren Mündungen eingeengt werden. Die Peritonealtuben werden durch das allseitige Vordringen des Nierenlumens beinahe vollständig vom kubischen Zylinderepithel (Venenanhänge) überzogen, und es entsteht der Eindruck, als ob diese Venen frei durch den Nierensack verlaufen würden (Abb. 16: 3). Rostral von Perikard und Venae mesentericae ziehen die Nieren in weiter dorsolateraler Ausdehnung nach vorn und überdecken ventral Leber, Tintenbeutel und mehr als die Hälfte des Enddarmes (vgl. Abb. 15).

Stellen wir unsere Beobachtungen denen Naefs an *Octopus* gegenüber. Naef (1913, p. 430) glaubt, dass die Reduktion der Perikardhöhle zum Wassergefässsystem folgendermassen vor sich geht: Zunächst wird eine Art Tasche für die Perikardialdrüsen ausgebildet, welche mit dem Rest des Coeloms zuerst in weiter Verbindung steht, « bis dieses (das Coelom) anfängt sich vom Herzen zurückzuziehen. Dies wird dadurch eingeleitet, dass der Perikardteil im Wachstum zurückbleibt".

Naef bestätigt uns prinzipiell das Zustandekommen einer Gliederung der Perikardhöhle und den Beginn dieser Entwicklung. Abgesehen von der Verschiebung der Kiemenherztaschen können wir „ein Zurückziehen des Coeloms vom Herzen" nicht beobachten; ein „Zurückbleiben des Perikardteils im Wachstum" lässt sich in dieser Form nicht befürworten. Wie wir schon weiter oben (p. 746) erwähnt haben, glauben wir, dass die „Reduktion" des Perikards in erster Linie passiv verläuft und in Abhängigkeit der Nierenentwicklung gesehen werden kann, in dem Sinne, dass das Nierenlumen die Stelle des Perikards einnimmt. Von einer (in den späteren Embryonalstadien) plötzlich beginnenden Reduktion (= Gliederung) kann nicht die Rede sein; vielmehr handelt es sich um einen kontinuierlichen Prozess von den ersten paarigen Perikardhöhlen zum „Wassergefässsystem" als Adultzustand.

c) *Histologie von Perikard und Niere.*

Im Stadium XVI stellt das Coelothel (mit Ausnahme der später zu besprechenden Perikardialtrichter (p. 752) und Gonodukte (p. 754) ein sehr dünnes, kernarmes Epithel dar, welches unverändert bestehen bleibt (vgl. Abb. 17).

Auch das Epithel der Harnsäcke ist kernarm und ausgeflacht, wo es nicht den Gefässen anliegt. Entlang der Venen besteht seine Differenzierung im Verwischen der Zellgrenzen; damit liegen die regelmässig angeordneten Kerne in einem die Gefässwand überziehenden Syncytium (Abb. 17). Eine Zwischenstellung zwischen den beiden Epitheltypen nimmt das Epithel des rechten Harnsackes entlang des Enddarmes (p. 746) ein; es differenziert sich nicht in der für die Venenbedeckung typischen Art, ist aber im Vergleich zum Epithel der äusseren Partien stärker entwickelt. Diese Tatsache dürfte physiologisch bedeutsam sein.

Im Stadium XX beginnt sich das Syncytium, zusammen mit der Gefässwand, stellenweise in grosse Falten zu legen (vgl. auch p. 748). Es mag dies der eigentliche Beginn der Bildung der traubigen Venenanhänge sein (Tafel 1), wie sie schon von VIGELIUS (1880) beschrieben und die von MAYER und RATHERY (1906) am adulten *Octopus vulgaris* speziell untersucht wurden.

2. Die Renoperikardialverbindung

NAEF (1912, p. 330) schreibt den Octopoden-Embryonen eine als Kanal ausgestaltete Verbindung zwischen Niere und Perikard zu. Diese Kommunikation, bei der die Epithelien des Perikardialtrichters und des Ureters ineinander übergehen, bezeichnet er als Renoperikardialgang (vgl. p. 742). Er besteht schon, gilt sogar als typisch, bevor sich das Coelomsystem in die ventrale Mantelhöhle öffnet. Unsere Beobachtungen an *Octopus vulgaris* können aber die Annahme eines in sich kommunizierenden Coelomsystems, welches nach aussen geschlossen ist, nicht bestätigen.

a) *Die gegenseitige Annäherung von Nieren- und Perikardlumen.*

Die weitere Entwicklung der Renoperikardialverbindung (p. 742) bringt, der offenen Kommunikation vorangehend, eine starke Annäherung der Lumina des Perikardialtrichters und des Ureters. Diese Annäherung erfolgt im distalen Teil des ersteren. Sie kann so ausgeprägt sein, dass der Eindruck einer Öffnung entsteht (vgl. oben: NAEF); stets aber trennt das an dieser Stelle aufgelockerte Epithel des Perikardialtrichters als praeformierte Durchbruchstelle die beiden Lumina. Erst am Ende der Embryogenese ist die offene Verbindung ausdifferenziert, wenn der Perikardialtrichter den für das Perikard und damit auch für die Niere gemeinsamen Porus in die Mantelhöhle schafft.

Der Perikardialtrichter auf der Dorsalseite des Herzvorhofes (p. 743) differenziert sich im Stadium XVI (Abb. 15) zu einem deutlich begrenzten Rohr mit einem distalwärts vordringenden Lumen (Abb. 17: 3). Seine innere Mündung liegt nahe der Einmündungsstelle des Herzvorhofes in den Ventrikel, während seine (noch massive) Spitze in der Knickstelle von Kiemenvene und Kiemenherz das Ektoderm als kleinen rundlichen Höcker (die sogenannte Nierenpapille) beidseits in

die Mantelhöhle vorstülpt. Der Ureter stellt eine kurze Nierenausstülpung dar zwischen Herzvorhof und Mündungsstelle des Venenschenkels ins Kiemenherz. In seiner Differenzierung unterscheidet er sich nicht vom Harnsackepithel (p. 751) in den anderen Nierenpartien (Abb. 17: 1).

Die kubischen Zellen des Perikardialtrichters differenzieren sich zu Wimperzellen (Abb. 17: 3). Dieser, im Stadium XVI unmittelbar an der Übergangsstelle vom eigentlichen Coelothel (p. 750) zum Perikardialtrichterepithel beginnende

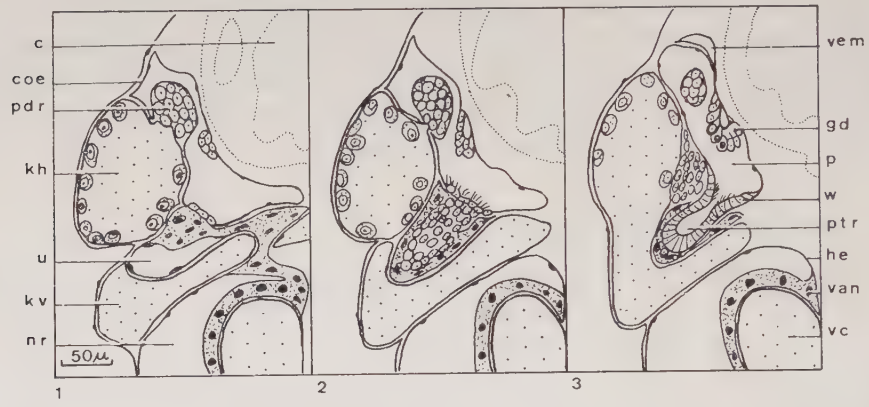


Abb. 17 (Stadium XIX).

Coelothel (coe) und Harnsackepithel (he) sind dünne kernarme Epithelien. Die den Venen zugekehrte Nierenwand stellt ein Syncytium dar, das später zu den „traubigen Venenanhängen" (van) aufgefaltet wird. 2: aufgelockerte Kontaktstelle zwischen Perikardialtrichter und Ureter. Während der Perikardialtrichter Wimperzellen aufweist, zeigt der Ureter keine Bewimperung.

Prozess, schreitet im Zuge der Lumenbildung distalwärts fort; ein dichter Überzug entsteht dabei nicht. Gegen die Spitze (in dem bereits mit Lumen versehenen, aber unbewimperten Teil) sind die Wandzellen aufgelockert (Abb. 17: 2). Hier hat sich das Nierenlumen unter Auflösung des der Niere zugehörigen Zellmaterials (p. 742) direkt angelegt. Bis zum Stadium XX bleibt dieser Zustand weitgehend unverändert und scheint uns typisch für die späteren Embryonalstadient.

b) *Der Durchbruch des Ureters in den Perikardialtrichter.*

In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen, während das Lumen des Perikardialtrichters sich bis in die Spitze vorgeschoben hat, wird die aufgelockerte Partie (Abb. 17, 2) zwischen den Lumina des Ureters und des Perikardialtrichters zur offenen Verbindung ausdifferenziert. Die enge Kommunikationsstelle ist sowohl im Perikard- wie im Nierenteil von einem glatten, nach Masson grau angefärbten Belag ausgekleidet (Abb. 18) wie er für die Adultform in einer speziellen

Arbeit von TURCHINI (1923, p. 114) erwähnt wird. Während der Ureter weiterhin keine Bewimperung zeigt, bleibt die Zugehörigkeit des nun für Niere und Perikard gemeinsamen Ausführganges zum Perikardialtrichter weiterhin deutlich, indem auch distal der Durchbruchstelle Wimperzellen auftreten. Später wird dieser Abschnitt infolge der stärkeren Exkretionstätigkeit der Niere beträchtlich erweitert (NAEF 1912, p. 330), und was morphologisch Coelomoduktöffnung darstellt, ist dann topographisch Nierenporus.

ABB. 18 (geschlüpft).
Durchbruchstelle des Ureters in den Perikardialtrichter (in Abb. 17 ist diese Stelle aufgelockert).

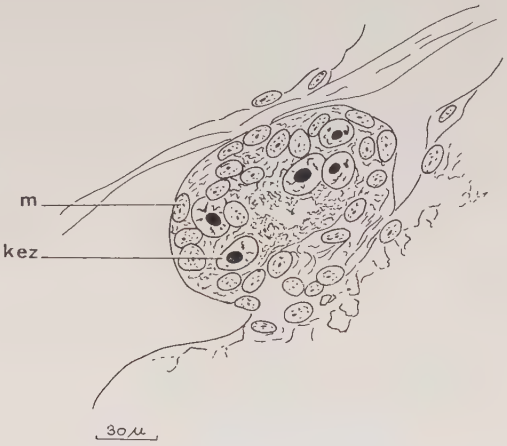


ABB. 19 (geschlüpft).
Gonade in der späteren Embryonalentwicklung.

Auf allen unseren histologischen Präparaten ist der Porus ausdifferenziert, aber verschlossen. Wir wissen aber aus der Lebendbeobachtung, dass die Nieren kurz nach dem Schlüpfen entleert werden können; der Verschluss dürfte also fixationsbedingt sein. Bei unseren ältesten Embryonen liegt die Nierenpapille noch auf der Oberseite des Herzvorhofes. Sie muss sich postembryonal medialwärts verlagern (vgl. Tafel 1).

3. Die Gonade

In den späteren Embryonalstadien zeigt die Gonade keine bemerkenswerte weitere Ausdifferenzierung. Sie bleibt weitgehend in dem für Stadium XV beschriebenen Zustand bestehen (p. 745). Immerhin scheint sich ein geringes Lumen zwischen den grossen Zellen mit den chromatinarmen Kernen auszubilden (Abb. 19). Hingegen lassen sich männliche von weiblichen Tieren (im histologischen Präparat) ab Stadium XVI aufgrund des nun zu besprechenden zweiten Coelomoduktenpaares unterscheiden.

4. Die Gonodukte

Die Gonodukte stellen eine Neubildung in der späten Embryogenese innerhalb des Coelomsystems dar. Ihr Ursprung ist sowohl ekto- wie mesodermal. Die Ausbildung des mesodermalen Anteils beruht auf einer Neudifferenzierung des Coelothels.

Abb. 20 (Stadium XVI).

Die Ektodermverdickung (gd) stellt die erste Anlage des Gonoduktes dar, die mit einer Coelothelwucherung verwächst (vgl. Lage von gd in Abb. 16, 2: links). Der Zellverband der Perikardialdrüsen wird durch das Eindringen des Kiemenherzlumens stark aufgelockert.

Entgegen der Beschreibung von Naef (1909, p. 41) an *Loligo* werden die Gonodukte bei *Octopus* schon embryonal (Stadium XVI) angelegt. Wachstum und Differenzierung der Anlage erfolgt dann aber in völlig übereinstimmender Weise mit den Beobachtungen von Döring (1908) und Naef (1913, p. 443) an Decapoden.

Im Stadium XVI bildet sich auf beiden Seiten von der Mantelhöhle her (in der Gegend der Kiemenwurzel) eine verdickte Ektodermeinstülpung gegen das Perikard aus (Abb. 16: 2). Alle Embryonen zeigen diese paarige Verdickung (Abb. 16, 2 und Abb. 20: gd). Dann erfolgt die weitere Entwicklung bei manchen Embryonen nur noch auf der linken Seite; es muss sich bei diesen Exemplaren um männliche Tiere handeln (vgl. p. 727). Die Ektodermeinstülpung vertieft und erweitert sich (unter gleichzeitiger Verengerung zur Mantelhöhle; vgl. Abb. 17, 3: gd und vem) gegen innen zu einer kurzen „Flasche" (Abb. 21). Im Stadium XX bildet sich innerhalb dieses Flaschenteils ein dichter Lamellenüberzug der Zelloberflächen. Der ektodermale Teil — beim Männchen differenziert er sich im wesentlichen zum Spermatophorenapparat, beim Weibchen zur Eileiterdrüse (Döring 1908) — verwächst kurz nach seinem Erscheinen auf der einen Seite beim Männchen, auf beiden Seiten beim Weibchen mit einer soliden Coelothelausstülpung an der Dorsalwand des Peri-

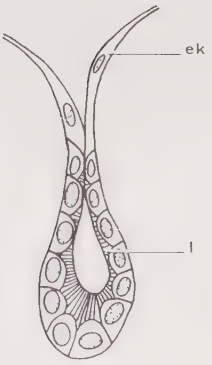


Abb. 21.

Flaschenform des ektodermalen Anteils des Gonoduktes.

kards. Bei den männlichen Tieren wird der mesodermale Teil nur links angelegt. Die so gebildeten Gonodukte (oder der linke Gonodukt) wachsen der Gonade entgegen, während auch im coelomatischen Abschnitt ein Lumen entsteht. Die weitere Entwicklung konnte nicht untersucht werden.

5. Die Perikardialdrüsen

Während bei *Loligo* (Naef 1912, p. 434) die Perikardialdrüsen bis ins späte Embryonalleben als kompakte, weitgehend undifferenzierte Zellhaufen bestehen bleiben, schreitet ihre Entwicklung bei *Octopus* gegen Ende der Embryogenese (von Stadium XVI weg) rasch weiter. Einerseits lockert sich der Zellverband weiter auf (p. 745), andererseits dringt das Kiemenherzlumen tief zwischen die Zellen ein. Später (Stadium XIX) dellt sich die Perikardialdrüse vom Perikard her an einer Stelle ein und im Stadium XX bricht die Anlage in diesem Bereich ein, wobei sich das Coelothel in die sich bildenden Spalten hineinstülpt (Abb. 22).

Abb. 22 (geschlüpft).

Der aufgelockerte Zellverband der Perikardialdrüse wird vom Perikard her an einer Stelle zerklüftet. Das Coelothel bildet die Auskleidung der Spalten.

Postembryonal differenziert sich aus diesen Spalten ein feinverzweigtes Kanalsystem wie es sich im Adultzustand findet (Turchini 1922, p. 417). Auch diese Entwicklung konnten wir nicht mehr verfolgen. Es ist notwendig, auch bei uns systematische Anstrengungen zu unternehmen, um endlich lückenlose postembryonale Stadien von *Octopus vulgaris* zu erhalten wie es den Japanern (Jtami 1963) gelungen ist.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Naef's Feststellung einer voneinander gesonderten Entstehung der Coelomteile bei *Loligo* (p. 729) trifft für *Octopus* nicht zu. Hier finden wir den idealen Typ einer Organkomplexbildung. In durchgehender Bilateralität wird der Coelom-

komplex, welcher als Coelomsystem die Teile Niere, Perikard, Gonade und Perikardialdrüsen enthält, in Ort und Zellmaterial klar festgelegt. Durch die Aufspaltung der Anlage entstehen die Hohlräume und im Anschluss die charakteristische Differenzierung der Gewebe, mit Ausnahme der verzögerten Entwicklung der früh unpaaren Gonade. FAUSSEK's Beobachtung der primären Verbindung von Perikard und Niere auch bei *Loligo* (p. 729) lässt vermuten, dass die Entstehung des Coelomsystems bei den Decapoden ähnlich komplex verläuft. Die obige Feststellung von NAEF deutet möglicherweise auf eine „Verwischung" der Verhältnisse im dichten Mesoderm von *Loligo* hin. Es bedarf des Zufalls oder der glücklichen Wahl günstiger Färbemethoden, solche Fragen im einzelnen wie im Vergleich zu klären.

Wir glauben jedoch, dass sich *Loligo* nicht wesenlich von *Octopus* unterscheidet, wie auch die nachfolgende Ausgestaltung des Coelomkomplexes bei aller Spezifität doch weitgehende Uebereinstimmung zwischen den beiden Vertretern der Deca- und Octopoden bringt: Die Verschmelzung der paarigen Perikardlumina zur unpaaren Visceroperikardialhöhle und die mächtige Entwicklung der Nierensäcke. Dabei dürfte *Octopus* in der geringeren Lumenbildung in Form eines Perikards molluskentypischer sein. Die „Reduktion zu den Wasserkanälen" beweist keineswegs ein reduziertes Coelom, sondern stellt eine arttypische Perikardentwicklung dar, während welcher der Adultzustand direkt hergestellt wird. Es erhebt sich die Frage, ob *Octopus* in seinen Coelomverhältnissen auch octopodentypisch ist. Ein nicht detailliert durchgeführter Vergleich bei *Argonauta* scheint es zu bestätigen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Coelomsystem von *Octopus vulgaris* wird im Stadium X durch die paarigen Anlagen von Gonade und Niere sichtbar.

2. Indem einerseits die Anlagen der Gonade miteinander in der Mediane verschmelzen, andererseits eine Verbindung zwischen den Nierenanlagen und der dann unpaaren Gonade erscheint, entsteht ein einheitlicher Komplex. Er enthält die soliden Anlagen von Perikard, Nieren, Gonade und Perikardialdrüsen und kann als Coelomkomplex, sein Zellmaterial als Coelommesoderm bezeichnet werden.

3. Der primäre Zusammenhang von Perikard und Niere bleibt als Renoperikardialverbindung bestehen (nach Ausbildung der benachbarten Gefässe liegt sie auf beiden Seiten zwischen der Einmündungsstelle des Venenschenkels ins Kiemenherz und dem Herzvorhof) und differenziert sich im Zuge der Lumenentwicklung in Perikard und Niere zu Perikardialtrichter und Ureter.

4. Das Perikardlumen erscheint paarig, weitet sich auf beiden Seiten lateral des Ventrikels caudal- und medialwärts aus. Im Stadium XIV verschmelzen die beiden Lumina hinter dem Herzen zur unpaaren, einheitlichen Perikardhöhle. In den späteren Embryonalstadien gliedert sich das Perikard unvollständig in Gonadensack, Taschen der Perikardialdrüsen und „Wasserkanäle".

5. Die Nieren entwickeln sich in enger Beziehung zu den Hohlvenenschenkeln. Durch periphere Lagerung des Zellmaterials wird schon früh die spätere Lumenbildung angedeutet. Die stets voneinander getrennten Nierensäcke dehnen sich in der Spitze des Visceralkomplexes und vor dem Herzen mächtig aus. Bei der Gliederung der Perikardhöhle nehmen sie topographisch die Stelle des Perikardlumens ein. Der linke Nierensack ist stärker entwickelt.

6. Anstelle des Renoperikardialganges der Decapoden besteht die Renoperikardialverbindung. Sie differenziert sich spät in der Embryogenese zur offenen Verbindung, indem der Ureter in den Perikardialtrichter durchbricht. Der Perikardialtrichter bildet auf beiden Seiten den für Niere und Perikard gemeinsamen Ausführgang (und damit die Nierenpapille). Der Ureter stellt eine kurze Nierenausstülpung dar, welche über dem Herzvorhof in den Perikardialtrichter mündet.

7. Gonade und Perikardialdrüsen werden in ihrer Form und Lage deutlich durch die Lumenbildung des Perikards und die Ausbildung des Blutgefässsystems. Erstere liegt an der Dorsalseite des Ventrikels, letztere befinden sich an der Dorsalwand der Kiemenherzen. Die Drüsen buchten sich ins Perikard vor und werden schliesslich an der der Anheftungsstelle gegenüberliegenden Seite spaltförmig zerklüftet.

8. Die Gonodukte erscheinen embryonal (Stadium XVI) als ektodermale Einstülpungen ins Perikard, welche mit einer Coelothelwucherung sich vereinigen, der Gonade entgegenwachsen und ein Lumen ausbilden.

9. Das „Coelommesoderm" differenziert sich in den verschiedenen Coelomteilen spezifisch:

   a) — im Perikard zum kernarmen, dünnen Coelothel;
   — im Perikardialtrichter zu kubischen Wimperzellen.
   — Der coelomatische Teil der Gonodukte ist sekundär und stellt eine Neudifferenzierung des Coelothels dar.

   b) in den Nieren zu Harnsackepithel und einem hohen Zylinderepithel, den Venenanhängen.

   c) in der Gonade in grössere, chromatinarme und kleinere, eher peripher gelegene Kerne. Erstere scheinen die Keimzellen, letztere den Gonadenkörper zu repräsentieren.

d) in den Perikardialdrüsen wird es durch das Eindringen des Kiemenherzlumens aufgelockert.

Résumé

1. Le système coelomique d'*Octopus vulgaris* apparaît au stade X par les ébauches paires de la gonade et des reins.
2. Un complexe cellulaire continu est formé, d'une part par la fusion médiane des ébauches de la gonade, d'autre part par la communication de celle-ci avec les ébauches rénales. Ce complexe contient les ébauches du péricarde, des reins, de la gonade et des glandes péricardiques. Il est appelé « complexe coelomique », son matériel cellulaire est désigné sous le nom de « mésoderme coelomique ».
3. La communication primaire du péricarde et du rein persiste comme pont cellulaire (après la formation des vaisseaux voisins, elle est située des deux côtés entre l'embouchure de la veine cave dans le cœur branchial et la veine branchiale) et, au fur et à mesure que les lumières du péricarde et des reins s'agrandissent, elle se différencie en entonnoir péricardique et en uretère.
4. La cavité du péricarde apparaît comme paire, elle s'élargit latéralement des deux côtés du ventricule en direction caudale et médiane. Au stade XIV, les cavités fusionnent derrière le cœur en une cavité péricardique impaire et unique. Aux stades embryonnaires plus avancés, le péricarde se divise incomplètement en gonocoele, en poches des glandes branchiales et en « canaux aquifères ».
5. Les reins se développent en relation avec la veine cave. Le développement de la cavité est indiqué tôt par la position périphérique du matériel cellulaire. Les sacs rénaux, toujours séparés l'un de l'autre, remplissent la partie caudale du complexe visceral et s'étendent également en avant du cœur. En s'enfonçant dans la cavité péricardique, ils remplacent topographiquement la lumière de celle-ci.
6. Le canal rénopéricardique des Décapodes est remplacé chez *Octopus vulgaris* par un pont cellulaire, qui se différencie tardivement dans l'embryogenèse en un canal: l'uretère s'ouvre dans l'entonnoir péricardique. Ce dernier établit des deux côtés le conduit commun du péricarde et du rein et forme donc la papille rénale. L'uretère représente un petit diverticule rénal qui débouche dans l'entonnoir péricardique au-dessus de la veine branchiale.
7. La forme et la position de la gonade et des glandes péricardiques apparaissent plus clairement au fur et à mesure de l'agrandissement de la cavité péricardique et de la formation du système sanguin. La gonade est située sur la face dorsale du ventricule, les glandes péricardiques se trouvent accolées à la paroi

dorsale des cœurs branchiaux. Les glandes avancent dans le péricarde et des fissures se forment du côté opposé de leur point de fixation.

8. Les gonoductes apparaissent dans la vie embryonnaire (stade XVI) comme invaginations de l'ectoderme dans le péricarde qui se réunissent à un amas cellulaire du coelothèle, croissent vers la gonade et forment une lumière.

9. Le « mésoderme coelomique » se différencie de façon spécifique dans les diverses parties du coelome:

   a) — Dans le péricarde, en coelothèle fin et pauvre en noyaux.
   — Dans l'entonnoir péricardique, en cellules cubiques et ciliées.
   — La partie coelomique des gonoductes est secondaire et représente une différenciation propre du coelothèle.

   b) Dans les reins, en épithélium du sac urinaire et en épithélium haut et cylindrique, les « appendices veineux ».

   c) Dans la gonade, comme noyaux plus grands, pauvres en chromatine et comme noyaux petits, plutôt périphériques. Il semble que les premiers représentent les cellules germinales, les seconds les cellules de la gonade.

   d) Dans les glandes péricardiques finalement, le mésoderme coelomique devient moins dense puisque la lumière du cœur branchial y pénètre.

Summary

1. The coelomic system of *Octopus vulgaris* appears in stage X as the paired rudiments of gonad and kidney.

2. The rudiments of the gonad fuse into a single structure and a connection appears between the kidneys and the now unpaired gonad rudiment forming a single complex. It contains the solid rudiments of pericardium, kidneys, gonad and pericardial glands and can be regarded as the " coelom—complex", its material of cells as the " coelom—mesoderm ".

3. The primary connection between the pericardium and each kidney persists as the reno-pericardial connection. With the development of cavities in the pericardium and kidney it differentiates into the pericardial funnel and the ureter.

4. The pericardial cavity appears paired, widens on both sides of the ventricle caudal- and medialwards. In stage XIV the two spaces fuse to form the unpaired pericardial cavity behind the heart. In later stages the pericardium divides incompletely into a gonocoele, pockets surrounding the pericardial glands and the " water-canals ".

5. The kidneys develop in close relationship to the right and left vena cava. By peripheral accumulation of cell-material the development of the lumina is already foreshadowed. The separated paired kidney-sacs extend widely into the posterior part of the visceral complex and anterior to the heart. They replace the pericardial cavity as this becomes reduced. The left kidney-sac is better developed than the right.

6. The reno-pericardial canal of the Decapods is represented by the reno-pericardial connection. This differentiates late during the development into an open connection in that the ureter breaks through into the pericardial funnel. The pericardial funnel forms the common exit, while the ureter represents a short process of the kidney, which opens into the pericardial funnel across the branchial vein.

7. Gonad and pericardial glands become recognizable through the development of the pericardial cavity and through the development of the bloodsystem. The first lies on the dorsal side of the ventricle, the latter on the dorsal side of the branchial hearts where they project into the pericardium and finally the pericardial glands develop splits on the side opposit to the point of attachment.

8. The gonoducts appear as ingrowths of ectoderm into the pericardium and unite with a proliferation of coelomic epithelium, grow towards the gonad and develop a lumen.

9. The " coelom-mesoderm " differentiates specifically in the different parts of the coelom:

   a) — In the pericardium, as an epithelium poor in nuclei.
   — In the pericardial funnel, as cubic ciliated cells.
   — The coelomic part of secondarily developed gonoducts (stage XVI) represents a new differentiation of coelomic epithelium.

   b) In the kidneys, as kidney-sac-epithelium and cells of the venous appendages of the kidney, a tall cylindrical epithelium.

   c) In the gonad, as cells with large nuclei poor in chromatine and smaller more peripheral nuclei. The first are apparently germ-cells, the second stroma-cells.

   d) In the pericardial glands it remains almost undifferentiated. The tissue is loosened by penetration of the lumina of the branchial hearts.

LITERATUR

BOBRETZKY, N. 1877. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Nachr. Ges. Freunde Naturkennt. Moskau 24.

BOLETZKY, S., v. 1967. *Die Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von Octopus vulgaris Lam.* Rev. suisse Zool., 74: (3): 555-562.

— 1968. *Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. suisse Zool., 75 (4): 765-812.

BROCK, J. 1879. *Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 32: 1-116.

DISTASO, A. 1908. *Studii sull' embrione di Seppia.* Zool. Jahrbuch Anat. 26: 565-650.

DÖRING, W. 1908. *Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 91: 112-189.

FAUSSEK, V. 1900. *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden.* Mitt. zool. Stat. Neapel 14: 83-237.

FIORONI, P. 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen.* Rev. suisse Zool. 71 (40): 777-804.

GROBBEN, C. 1884. *Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden.* Arb. zool. Inst. Wien 5.

JHERING, H., v. 1881. *Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 35: 1-22.

JTAMI, K., Y. I. ZAVA, S. MAEDA, K. NAKAI. 1963. *Bemerkungen über die Aufzucht von Octopus vulgaris im Laboratorium.* Bull. jap. Soc. Sci. Fish. 29 (6): 514-520. (japanisch, Zusammenfassung englisch.)

KOLLMANN. 1875. *Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 26: 87-102.

KÖLLIKER, A. 1844. *Entwicklungsgeschichte der Céphalopoden.* Zürich.

KROHN, A. 1839. *Über das wasserführende System einiger Cephalopoden.* Archiv f. Anat. Phys. und wiss. Med. Müller Jahrgang 1839: 353-359.

MANGOLD, Katharina. 1963. *Biologie des Cephalopodes benthiques et nectoniques de la mer Catalane.* Vie et Milieu Suppl. vol. 13: 1-285.

— 1966. *Eigrösse und Postembryonale Phase der Tintenfische.* Documenta Geigy, Nautilus 1: 2-3.

MAYER, A. et RATHERY, F. 1906. *Histologie du rein du Poulpe (Octopus vulgaris) à l'état normal et au cours des éliminations provoquées.* C. R. Soc. Biol. 58: 1121-1123.

NAEF, A. 1909. *Die Organogenese des Coelomsystems und der zentralen Blutgefässe von Loligo.* Inaug. Diss. Univ. Zürich.

— 1912. *Teuthol. Notizen XI: Zur Morphologie des Coelomsystems.* Zool. Anz. 40 (12): 324-336.

— 1913. *Studien zur generellen Morphologie der Mollusken.* 2. Teil: *Das Coelomsystem in seinen topographischen Beziehungen.* Ergebn. Fortschr. Zool. 3: 329-462.

— 1928. *Die Cephalopoden.* Fauna e Flora del Golfo di Napoli 35.

SARVAAS, A. ERNESTINE, DU MARCHIE. 1933. *La théorie du Coelome.* Diss. Univ. Utrecht.

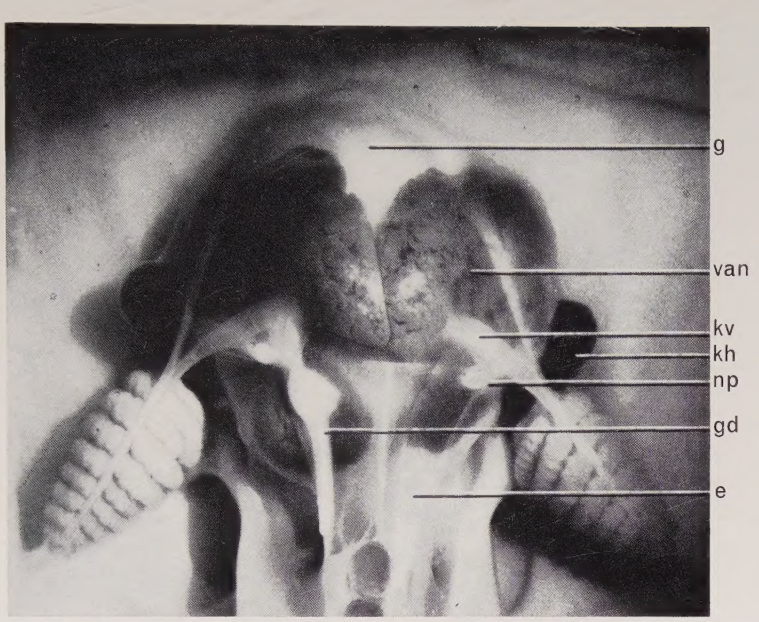
TEICHMANN, E. 1903. *Die frühe Entwicklung der Cephalpoden.* Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.

TURCHINI, J. 1922. *Note d'histologie comparée sur le cœur branchial et l'appendice du cœur branchial des Céphalopodes.* Bull. Soc. Zool. France 48: 414-418.
— 1923. *Le canal rénopéricardique du Poulpe (Oct. Vulgaris).* Bull. Soc. Zool. France 48: 113-119.
VIGELIUS, W. J. 1880. *Über das Exkretionssystem der Cephalopoden.* Niederl. Arch. Zool. 5.

ABKÜRZUNGEN

ac	Aorta cephalica
ap	Aorta posterior
b	Beuge
c	Coecum
ch	Chromatophore
coe	Coelothel
cz	Coelommesoderm
d	Dotter
de	Dotterepithel
dom	Dorsale Mantelhöhle
e	Enddarm
ed	Eileiterdrüse
ek	Ektoderm
g	Gonade
gd	Gonodukt
gs	Gonadensack
h	Herz, Ventrikel
he	Harnsackepithel
k	Kiemenanlage
kez	Keimzellen
kh	Kiemenherz
kht	Kiemenherztasche
kg	Kiemengefässe
kv	Kiemenvene, Herzvorhof
kw	Kerne der Wimperzellen
kz	Kiemenbasiszone
l	Lamellen
m	Mesoderm
ma	Magen
md	Mitteldarm
mz	Mitteldarmzone
n	Nieren
nah	Hinterer Nierenabschnitt
nav	Vorderer Nierenabschnitt
nl	Linker Nierensack
nlu	Nierenlumen
np	Nierenpapille, Nierenöffnung
nr	Rechter Nierensack
nt	Nierenteil
nz	Nierenabschnitt zwischen kv und vm

p	Perikard
pdr	Perikardialdrüsen
plu	Perikardlumen
ps	Spalten in den Perikardialdrüsen
pt	Perikardteil
ptr	Perikardialtrichter
rpv	Renoperikardialverbindung
rz	Riesenzellen der Kiemenherzen
sg	Stellarganglien
sp	Sinus posterior
tp	Taschen der Perikardialdrüsen
u	Ureter
va	Venenausstülpung
van	Venenanhänge
vc	Vena cephalica, Hohlvenenschenkel
vem	Ventrale Mantelhöhle
vm	Vena mesenterica (Peritonealtuben)
ves	Ventrales Mantelseptum
w	Wimperzellen
wa	Wasserkanalzone
wk	Wasserkanal
y	Stelle, wo Perikardialtrichter den Nierenausgang erreicht, bei Abb. 1*b)* dieselbe Stelle bei der Nierenöffnung
z	Stelle, wo Venenschenkel ins Kiemenherz münden.



Tafel 1.

(Adult). Männlicher *Octopus vulgaris* mit eröffneter ventraler Mantelhöhle. Durch Haut und Harnsackepithel erkennt man die im Lebendzustand bräunlichen schwammigen Gebilde, die Venenanhänge, (van), durchschimmern (vgl. auch Abb. 1*a* und 1*b*).